ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 93
2
ФЕВРАЛЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2008

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Главный редактор
Р. В. КАМЕЛИН

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Н. В. Малышева (*отв. секретарь*), О. М. Афонина, Ю. В. Гамалей, П. Л. Горчаковский, Ч. Джеффри (Лондон), С. Г. Жилин, В. С. Ипатов, М. Г. Пименов, И. Н. Сафронова, И. И. Шамров, Г. П. Яковлев

Editor-in-Chief
R. V. KAMELIN

EDITORIAL BOARD

A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*), N. V. Malysheva (*Secretary*), O. M. Afonina, Yu. V. Gamalej, P. L. Gorchakovsky, Ch. Jeffrey (London), S. G. Zhilin, V. S. Ipatov, M. G. Pimenov, I. N. Safronova, I. I. Shamrov, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

И. О. Байтулин (Алма-Ата), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург), Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток), З. В. Карамышева (С.-Петербург), Л. И. Малышев (Новосибирск), Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев), Х. Х. Трасс (Тарту)

EDITORIAL COUNCIL

I. O. Baytulin (Alma-Ata), L. Yu. Budantsev (St. Petersburg), E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok), Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), L. I. Malyshev (Novosibirsk), G. Sh. Nakhutsrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), H. H. Trass (Tartu)

Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *О. В. Новикова*
Корректоры *О. В. Гусихина*, *Н. И. Журавлева* и *А. К. Рудзик*
Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 93, № 1: 30.01.2008.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 28.01.2008. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 15.3. Уч.-изд. л. 17.9. Тираж 401 экз. Тип. зак. № 12. С 18

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

© Российская академия наук, 2008 г.
© Редколлегия «Ботанического журнала» (составитель), 2008 г.

УДК 581 : 581.9

© **Т. М. Королева,[1] А. А. Зверев,[2] А. Е. Катенин,[1] В. В. Петровский,[1]
Е. Б. Поспелова,[3] О. В. Ребристая,[1] Н. А. Секретарева,[1] Е. А. Ходачек,[1]
О. В. Хитун,[1] С. В. Чиненко,[1] Б. А. Юрцев[1]**

ДОЛГОТНАЯ ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЛОКАЛЬНЫХ И РЕГИОНАЛЬНЫХ ФЛОР АЗИАТСКОЙ АРКТИКИ

T. M. KOROLEVA, A. A. ZVEREV, A. E. KATENIN, V. V. PETROVSKY,
E. B. POSPELOVA, O. V. REBRISTAYA, N. A. SEKRETAREVA,
E. A. KHODACHEK, O. V. KHITUN, S. V. CHINENKO, B. A. YURTSEV.

LONGITUDINAL GEOGRAPHICAL STRUCTURE OF LOCAL AND REGIONAL FLORAS OF THE ASIAN ARCTIC

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: oxyria@gmail.com и korolevatm@binran.ru
[2] Томский государственный университет
Томск
E-mail: zverev@ecos.tsu.ru
[3] Московский государственный университет,
Государственный биосферный заповедник «Таймырский»
Москва
E-mail: taimyr@orc.ru

Поступила 25.04.2007

Представлена двухступенчатая система долготных географических единиц (6 фракций и 18 групп), дан аналитический обзор распространения их представителей в трех секторах Азиатской Арктики и анализ градиентов параметров долготной структуры флор на базе сети пунктов мониторинга. Предложенная система позволила выявить характерные особенности каждой региональной флоры и проследить варьирование представленности каждой группы и фракции (по числу видов и их доле) по территории изученных регионов. Полученные характеристики используются для подтверждения целостности или дифференциации общепринятых выделов флористического районирования. Выявлено наличие флористических рубежей как совпадающих с уже известными, так и не отраженных в существующих схемах.

Ключевые слова: Азиатская Арктика, сеть пунктов биомониторинга, биомониторинг, биоразнообразие, локальные и региональные флоры, долготные географические группы и фракции, флористические рубежи.

Статья продолжает серию публикаций коллектива авторов (Юрцев и др., 2001, 2002, 2004), в которой обсуждаются результаты многолетних (начиная с 1955 г.) исследований флоры и растительности азиатской части Крайнего Севера России и освещаются разные аспекты структуры локальных и региональных флор. В настоящей статье дается аналитический обзор распространения видов различных долготных географических единиц (фракций и групп) в трех секторах Азиатской Арктики, обсуждаются особенности региональных флор и флористические рубежи.

Созданная авторами сеть пунктов долгосрочного мониторинга биоразнообразия на уровне локальных флор (ЛФ), в которых флоры изучались на основе единой методики, уникальна по охвату территории и позволяет провести корректное сравнение всего массива флористических данных. Сеть составляют сейчас 148 базовых ЛФ, из которых в обработке используется 135. В предыдущих публикациях в обработку включались 93, 96 и 112 ЛФ (Юрцев и др., 2001, 2002, 2004). Списки этих ЛФ и их подробные паспорта составляют базу данных, сформированную на специальной модификации информационной системы IBIS, разработанной А. А. Зверевым (1998, 2007). Все статистические обработки выполнены А. А. Зверевым и С. В. Чиненко.

Шесть флористических подпровинций (Юрцев и др., 1978) Азиатской Арктики достаточно равномерно и репрезентативно представлены в сети пунктов мониторинга: 24 ЛФ — в Ямало-Гыданской подпровинции, 27 — в Таймырской, по 30 — в Континентальной и в Берингийской Чукотке, 12 — на о-ве Врангеля и 14 ЛФ — на Южной Чукотке. Причем, как уже отмечалось нами ранее (Юрцев и др., 2004: табл. 4), богатство локальных флор имеет тенденцию к возрастанию с запада на восток, при максимуме на Чукотском п-ове. Три подпровинции средне- и восточносибирской Арктики (Анабаро-Оленекская, Хараулахская и Яно-Индигиро-Колымская) оказались малоизученными методом конкретных флор (Толмачев, 1932, 1974) и пока не включены нами в аналитические исследования.

Проведенный анализ позволяет уточнить и выявить флористические рубежи на основе массового изменения (скачкообразного или последовательного) числа и доли видов разных долготных фракций и групп в составе ЛФ при распределении по территории трех секторов Азиатской Арктики. Учет распределения как абсолютного числа представителей фракций и групп, так и их относительной доли во флорах оказался эффективным методическим приемом, так как дополняет оценку выявленных изменений и облегчает их интерпретацию.

При анализе распространения видов разных групп и фракций мы используем безранговую единицу «сектор», чтобы не подчеркивать уже известные границы флористических провинций и подпровинций, и употребляем названия Ямало-Гыданский, Таймырский и Чукотский секторы.

Существует множество различных классификационных схем ареалов или схем распространения видов, предложенных для разных частей Арктики, которые большей частью разрабатывались для конкретной территории (сектора) и потому неприменимы для других районов Субарктики (Polunin, 1951; Böcher, 1963; Тихомиров и др., 1966; Hultén, 1971; Толмачев, 1974; Ребристая, 1977; Юрцев и др., 1978; Юрцев и др., 1979; Hultén, Fries, 1986; Шмидт, 2005).

В связи с необходимостью унификации разрозненных (для разных секторов) систем долготных географических групп и фракций авторы на основе ранее используемых схем (для Ямало-Гыданского сектора — Ребристая и др., 1989; для Чукотки — Юрцев и др., 1979; для Таймыра — неопубликованные данные Е. Б. Поспеловой и Б. А. Юрцева) разработали объединенную и укрупненную двухступенчатую схему долготных географических групп и фракций. Эта система позволила корректно сопоставить данные по региональным и локальным флорам трех секторов Российской Арктики и проанализировать особенности распространения видов различных групп и фракций как между секторами, так и внутри каждого сектора.

Характер распространения вида в Российской Арктике оценивался нами по северной части его ареала. По сходству распространения в тундровой зоне виды были объединены в 18 долготных групп и последние в 6 долготных фракций.

Система долготных географических фракций Азиатской Арктики

I — **Циркумполярная** фракция включает в себе виды, имеющие широкие ареалы на обоих северных материках — Евразии и Северной Америки (включая или не включая Гренландию и более мелкие острова) или только на островах Ледовитого океана;

II — **Евразиатская** фракция — виды, имеющие ареалы в пределах Евразии;

III — **Преимущественно евразиатская** фракция — виды, имеющие ареалы преимущественно в Евразии, но с востока или запада заходящие и в Северную Америку;

IV — **Преимущественно американская** фракция — виды, имеющие ареалы преимущественно на материке Северной Америки или ее островах и заходящие в Евразию с запада или востока;

V — **Приокеаническая** фракция — виды, имеющие ареалы по обоим побережьям (и вблизи от них) Тихого или Атлантического (или обоих) океанов;

VI — **Американская** фракция — виды, имеющие ареалы только в пределах материка Северной Америки и прилегающих островов (для территории нашей флоры не рассматривается).

Распространение видов 5 долготных фракций в трех секторах Азиатской Арктики

I. Во всех регионах и по числу видов, и по их доле наиболее богата **циркумполярная фракция (Цфр)**, что является характерной чертой Арктической флористической области (Толмачев, 1974; Юрцев и др., 1978). По числу видов отмечено возрастание к востоку, от 80—100 видов[1] — в Ямало-Гыданском секторе, 80—140 — в Таймырском, до 110—150 — в Чукотском. Изменение доли видов Цфр более показательно, чем числа видов, и может служить диагностическим признаком, отделяющим западные и восточный секторы. Четко прослеживается уменьшение доли этих видов с запада на восток. В двух западных секторах проявляются и зональные изменения — доля увеличивается к северу, причем практически одинаково (с 44—50 до 70—78 %), тогда как их абсолютное число снижается по-разному. Наиболее заметно уменьшение числа видов Цфр в таймырских ЛФ: от 117—150 видов на юге до 60—77 на севере и 34—40 видов — на островах Ледовитого океана. В Ямало-Гыданском секторе сокращение менее заметное: от 90—95 на юге до 70 на севера (58 — на о-ве Белый), а на Гыдане наблюдается даже небольшое увеличение числа видов Цфр с юго-запада (92—96) на северо-восток (102—121). Хотя число видов Цфр в Таймырском секторе (восточнее долины р. Пясины) немного выше, чем в Ямало-Гыданском, значимых различий между двумя западными секторами по распространению видов этой фракции не прослеживается.

Доля видов Цфр в Чукотском секторе существенно ниже, несмотря на то что и в нем — это самая многочисленная фракция. В данном секторе резких изменений как по числу, так и по доле видов не прослеживается. Зональный градиент в соответствии с физико-географическими условиями сектора слабо выражен — доля видов Цфр во флорах Арктического побережья и о-ва Врангеля обычно несколько выше (39—49 %), чем на Южной Чукотке (33—37 %), но абсолютное число их в последних (110—140) в среднем немного выше, чем в первых (80—120). Таким образом, виды циркумполярной фракции хорошо иллюстрируют отличие Чукотского сектора от Ямало-Гыданского и Таймырского, а в пределах последних отражают зональные изменения.

---

[1] В тексте статьи везде приводится число видов или их доля в локальных флорах, что далее не оговаривается.

II. **Евразиатская фракция (ЕАзфр)** ярко демонстрирует увеличение числа видов и несколько слабее — их доли от Ямало-Гыданского к Чукотскому сектору.

В Ямало-Гыданском секторе четко прослеживаются зональные изменения по числу видов этой фракции и их доле: от 7—20 видов в самых северных ЛФ до 40—50 на юге, с максимумом (69 видов) в лесотундре. По доле видов прослеживаются такие же тенденции: от 9—11 % на севере сектора до 20—31 % на его юге.

Во флорах Таймырского сектора число видов ЕАзфр несколько выше (преимущественно 35—60), чем в Ямало-Гыданском. Наименьшее число и доля этих видов отмечены в ЛФ по Арктическому побережью (16—19 видов, 12—17 %) и на о-ве Октябрьской Революции (4 вида, 9 %), но зональный градиент выражен здесь менее четко, чем на Ямале. Отмечается заметное увеличение присутствия видов этой фракции в южных и восточных районах Таймыра (60—80 видов, 22—25 %), что, возможно, отражает наличие флористического рубежа (пока неясного ранга) восточнее р. Пясины, который ранее уже выявлен одним из авторов по другим флористическим признакам (Поспелова, 2007).

В Чукотском секторе наблюдается заметная граница между основной материковой территорией и самыми восточными районами — в районе основания Чукотского п-ова, на котором отмечается в основном по 20—30 (до 47) ЕАзфр видов. На остальной части этого сектора ЕАзфр видов по 50—80 (до 90). Это различие прослеживается и по доле видов: на Чукотском п-ове она всегда меньше 10—11 %, на остальной территории сектора преимущественно 15—20 %. В западных секторах по видам евразиатской фракции таких резких перепадов не выявлено.

Таким образом, участие представителей евразиатской фракции различно во всех изученных секторах и индицирует секторальные границы, а также наличие флористического рубежа в пределах территории Чукотского и Таймырского секторов.

III. **Преимущественно евразиатская фракция** (прЕАз) демонстрирует значительные различия по числу видов между секторами: ЛФ Чукотки намного богаче видами этой фракции, чем в остальных секторах, а ЛФ Таймыра богаче ямало-гыданских. В то же время доля видов этой фракции в пределах трех сравниваемых секторов варьирует слабо — это один из наиболее стабильных показателей в структуре исследованных флор.

В Ямало-Гыданском секторе число видов прЕАз фракции чуть больше в восточной его части (около 40), чем в западной (менее 35), доля этих видов в ямальских флорах также несколько ниже (16—22 %), чем в гыданских (19)25 %, т. е. виды этой фракции показывают, что имеются отличия между западными и восточными районами сектора, при этом показатели (число и доля видов) мало изменяются с юга на север.

В Таймырском секторе число видов прЕАз фракции увеличивается восточнее долины р. Пясины: 30—50 видов в ЛФ западной части, 50—76 видов — восточной. По доле этих видов никаких закономерных изменений не прослеживается: в большинстве ЛФ она составляет 20—26 %.

В Чукотском секторе число видов прЕАз фракции в большинстве флор составляет 60—80, а их доля 22—25 %. Повышенным количеством видов этой фракции заметно выделяется бóльшая часть центральной и южной Чукотки севернее долины р. Анадырь, где в ЛФ часто отмечается более 90 видов этой фракции, но доля их не превышает все тех же 25—27 %!

Таким образом, несмотря на увеличение числа видов прЕАз фракции с запада на восток, относительное участие ее во флорах весьма постоянно и эту фракцию можно считать интегрирующей для Азиатской Арктики.

IV. **Преимущественно американская фракция** (прАм), как и следовало ожидать, меньше всего представлена в западных секторах и значительно более богато — в Чукотском секторе.

Число видов этой фракции в Ямало-Гыданском и Таймырском секторах ничтожно мало: по 1—3 вида на севере (или отсутствуют), до 5—9 — в южных тундрах Ямала и на востоке Таймыра. Такая же тенденция выявляется и по доле этих видов — менее 1 % на севере п-овов Ямал, Гыдан и Западного Таймыра и 2—4 % на юге Ямала и Тазовском п-ове. На востоке Таймыра — 1—3 % представителей этой фракции, а на Крайнем Севере — 4—5 %, что связано с крайней бедностью флоры этих территорий.

По скачкообразному изменению числа (и доли) видов прАм фракции на Чукотке прослеживаются два флористических рубежа. Первый — между западной и центральной частями Чукотки (примерно по 172° в. д.), к западу от него в ЛФ по 15—25 этих видов (4—7 %), а к востоку в основном около 30 (8—10 %). Второй рубеж прослеживается вдоль побережий Берингова моря на Чукотском п-ове и Южной Чукотке где число этих видов в основном больше 40 (до 50—59), а доля — 11—13 (до 15) %. О-в Врангеля по числу и доле видов этой фракции примыкает к центральной части Чукотки (30—35 видов).

Роль видов этой фракции отражает своеобразие флоры Чукотского сектора и диагностирует существенные различия его частей.

V. **Приокеаническая фракция** (пОК) наиболее богато представлена в Чукотском секторе и меньше всего — в Таймырском, что объяснимо географическим положением изучаемых секторов. Изменения по числу и доле видов пОК фракции иллюстрируют отчетливые долготные различия как между Чукотским и остальными секторами, так и внутри Чукотского сектора.

В Ямало-Гыданском секторе число видов пОК фракции невелико, но прослеживается заметный зональный градиент — от 1—5 на севере до 10—13 видов на юге сектора. По доле этих видов наблюдается аналогичная тенденция (от 1 % на севере до 5—6 % на юге). Долготных рубежей по изменению числа и доли видов пОК фракции не обнаруживается. На Таймыре число видов пОК фракции ничтожно: преимущественно по 2—4 вида, а в его восточных районах — по 1—2, что связано с усилением континентальности климата в этом направлении.

В Чукотском секторе при общем высоком видовом богатстве пОК фракции прослеживается заметное изменение числа видов при продвижении с запада на восток. В западных районах и на севере Центральной Чукотки, а также на о-ве Врангеля число видов этой фракции составляет преимущественно 21—28, снижаясь на крайнем западе Чукотской провинции (правобережье р. Колымы) и в приморских флорах до 10—18, минимум их на о-ве Четырехстолбовом (4 вида). На востоке и юге Чукотки число видов пОК фракции резко возрастает: до 40—50 в центральной и южной частях Чукотки и в большей части флор Чукотского п-ова. На восточной и юго-восточной окраине Чукотского п-ова число этих видов вновь резко возрастает — до 60—74 и даже 84 (пос. Янракыннот). Такое скачкообразное увеличение числа видов, несомненно, свидетельствует о наличии на территории Чукотского сектора двух отчетливых флористических рубежей, отражающих резкий перепад климатических параметров — уровня осадков (менее 200 мм в западных и на севере центральных районов Чукотки, а также на о-ве Врангеля, 300—400 мм — на крайнем востоке Чукотского п-ова и побережьях Анадырского залива), уровня теплообеспеченности и ряда исторических факторов (осушения и затопления шельфовых территорий к югу и северу от Чукотского п-ова). По доле видов пОК фракции в ЛФ Чукотки прослеживаются такие же закономерности, как и по числу.

Обе последние фракции (прАм и пОК) показывают наличие двух почти совпадающих резко выраженных флористических рубежей в пределах Чукотского сектора. Еще более ярко выявленные особенности распространения видов прослеживаются на уровне долготных групп, что рассматривается в следующем разделе.

Система долготных географических групп Азиатской Арктики

I. ЦИРКУМПОЛЯРНАЯ ФРАКЦИЯ подразделяется на 2 группы:

1. ***Циркумполярная группа*** **(Ц)** включает виды, встречающиеся по всему северу Евразии и Северной Америки, включая или не включая Гренландию.

2. ***Почти циркумполярная группа*** **(пЦ)** объединяет виды, отсутствующие в каком-либо из секторов Арктики. Сюда отнесены и восточносибирско-американско-европейские (отсутствуют в Ямало-Гыданском секторе), и азиатско-американские виды (отсутствуют в европейском секторе). Ареал последних проходит по территории тундровой зоны от Урала до Чукотки и на севере Северной Америки — от Аляски до Атлантического побережья.

II. ЕВРАЗИАТСКАЯ ФРАКЦИЯ состоит из 6 групп как с широкими по всему северу Евразии, так и с очень узкими ареалами в ее пределах:

3. ***Евразиатская группа*** **(ЕАз)** объединяет виды, встречающиеся в тундровой зоне от Скандинавии или Кольского п-ова до Чукотки, а также виды с европейско-сибирским (без Чукотки) ареалом;

4. ***Западноевразиатскую группу*** **(ЗЕАз)** составляют виды, встречающиеся в тундровой зоне Евразии от Скандинавии или Кольского п-ова до Ямала или Таймыра (в основном в его западной части), и виды с более узким ареалом: восточноевропейско-западносибирские, уральско(югорско)-западносибирские, восточноевропейско-западносибирско-таймырские;

5. ***Азиатская (сибирская) группа*** **(Аз)** включает виды, встречающиеся в тундровой зоне Евразии от Урала до р. Колымы или до побережий Берингова моря;

6. ***Восточноазиатская (восточносибирская) группа*** **(ВАз)** объединяет виды, встречающиеся от низовий р. Енисея или р. Лены, или от Таймыра до р. Колымы, или заходящие и на Чукотку;

7. ***Среднесибирская группа*** **(СС)** включает виды, произрастающие только на Таймыре (таймырские), или на Таймыре и на плато Путорана, на севере Средней Сибири (до р. Лены) — т. е. виды с таймырско-западноякутским ареалом;

8. ***Чукотская группа*** **(Ч)** состоит из видов, встречающихся восточнее долины р. Колымы — на Чукотке, а также на Чукотке и побережьях северной Охотии.

III. ПРЕИМУЩЕСТВЕННО ЕВРАЗИАТСКАЯ ФРАКЦИЯ объединяет 4 группы:

9. ***Евразиатско-западноамериканская группа*** **(ЕАз-ЗАм)** — виды, встречающиеся в тундровой зоне всей Евразии и на западе Северной Америки — от Аляски до низовий р. Маккензи;

10. ***Азиатско(сибирско)-западноамериканская группа*** **(Аз-ЗАм)** — виды, растущие в тундровой зоне от Урала до Чукотки и на Аляске — до низовий р. Маккензи;

11. ***Восточноазиатско(восточносибирско)-западноамериканская группа*** **(ВАз-ЗАм)** — виды, встречающиеся в тундрах от правобережья р. Енисея или р. Лены до Чукотки включительно и на Аляске — до низовий р. Маккензи;

12. ***Восточноамериканско-евразиатская группа*** **(ВАм-ЕАз)** — виды, распространенные в тундровой зоне в восточной части Северной Америки (от восточного побережья до окрестностей Гудзонова залива) и в Евразии (от Скандинавии или Кольского п-ова до Чукотки или до р. Колымы, т. е. отсутствующие на Чукотке).

IV. ПРЕИМУЩЕСТВЕННО АМЕРИКАНСКАЯ ФРАКЦИЯ включает 3 группы:

13. ***Восточноазиатско(восточносибирско)-американская группа*** **(ВАз-Ам)** — виды, встречающиеся в тундровой зоне Евразии от правобережья р. Енисей или р. Лены до Чукотки и в Северной Америке от Аляски до Атлантического побережья;

14. ***Чукотско-американская группа*** **(Ч-Ам)** — виды, встречающиеся на Чукотке и на севере Северной Америки;

15. ***Чукотско-американско-западноевразиатская группа*** **(Ч-Ам-ЗЕАз)** — виды, встречающиеся в тундрах Чукотки, на севере Северной Америки (от Аляски до Атлантического побережья) и на западе Евразии (от Скандинавии или Кольского п-ова до п-ова Ямала или п-ова Таймыр, включая территорию последнего, т. е. имеющие разрыв ареала в районах с резко континентальным климатом — между Таймыром и Чукоткой).

V. ПРИОКЕАНИЧЕСКАЯ ФРАКЦИЯ объединяет 3 группы:

16. ***Амфиокеаническая группа* (аО)** — виды, встречающиеся на северных побережьях Атлантического и Тихого океанов и примыкающих к ним районах;

17. ***Притихоокеанская группа* (Отих)** — виды, распространенные на Чукотке и Аляске (до низовий р. Маккензи), т. е. чукотско-аляскинские и чукотско-западноамериканские;

18. ***Приатлантическую группу* (Оатл)** составляют виды с восточноамериканско-западноевразиатским или восточноамериканско-европейско-западносибирским распространением, т. е. встречающиеся на востоке Северной Америки (от Атлантического побережья до Гудзонова пролива), а в Евразии — от Скандинавии или Кольского п-ова доходят на востоке до полуостровов Ямала, Гыдана или Таймыра.

Распространение видов 18 долготных групп в трех секторах Азиатской Арктики

1. Представленность видов **циркумполярной группы (Ц)** в значительной степени повторяет то, что отмечалось для циркумполярной фракции в целом. Число видов этой группы слабо увеличивается к востоку, а их доля, наоборот, значительно уменьшается. В Ямало-Гыданском секторе число циркумполярных видов составляет 70—90, а доля их колеблется от 40—50 % на юге до 50—70 % на севере. В Таймырском секторе их несколько больше, особенно на юге (100 и более видов). Как и в Ямало-Гыданском секторе, прослеживаются зональные изменения: южнее 74° с. ш., исключая лишь приморские территории, число их достигает 100 и более (40—50 %), а севернее 76° с. ш. — 30—50 видов (более 60 %), что примерно соответствует границам между подзонами гипоарктических и арктических тундр и между подзонами арктических тундр и полярных пустынь. В Чукотском секторе отмечено преимущественно по 90—110 циркумполярных видов, а доля их составляет 30—35 % (максимум 44 % — на о-ве Врангеля) и резких изменений по числу этих видов не прослеживается. Немного беднее ими приморские флоры Арктического материкового побережья (по 70—90 видов), но доля циркумполярных видов в этих флорах (33—44 %) выше, чем в остальных чукотских ЛФ (27—34 %).

Долготных изменений по числу и доле циркумполярных видов в пределах каждого из рассмотренных секторов не прослеживается, но доля этих видов может служить диагностическим признаком различий между Чукотским и более западными секторами Арктики.

2. **Почти циркумполярная группа (пЦ)** представлена преимущественно видами с азиатско-американским распространением. По числу видов этой группы Ямало-Гыданский сектор (7—9) резко отличается от Чукотского (18—25). На Таймыре только флоры окрестностей оз. Таймыр (где расположены южные отроги гор, служивших рефугиумами во время эпох похолоданий и морских трансгрессий) сравнимы по богатству с чукотскими, а в остальных этих видов лишь немногим больше (9—18), чем в Ямало-Гыданском секторе. По доле видов пЦ отличия проявляются слабее.

В Ямало-Гыданском секторе распределение этих видов довольно равномерное, наблюдается небольшое уменьшение их числа и доли в самых северных (по 1—3 вида, 1—2 %) и в самых южных (по 4—5 видов, до 2.5 %) ЛФ, а наибольшая их представленность (6—9 видов, 3—5 %) в средней части полуостровов. Каких-либо долготных различий в этом секторе в распространении этой группы нет.

В Таймырском секторе прослеживается сокращение числа и доли видов этой группы к северу, вплоть до полного выпадения на о-ве Октябрьской Революции (в северных районах их 3—6 %, южнее — 7—9 %). Есть и слабый долготный градиент: в восточной половине Таймыра число этих видов немного выше (20—25 видов, 8—9 %), чем в западной (11—18 видов, 6—8 %), что, возможно, объясняется историческими причинами: восток, по последним данным, не подвергался оледенению и имел связи с чукотским и американским секторами в эпоху осушения океанского шельфа и миграции видов в Азию со стороны Америки (Андреева и др., 1982; Исаева, Кинд, 1982, и др.).

В Чукотском секторе наибольшее число (25—30 видов) пЦ отмечено в его центральных районах. В восточных (Чукотский п-ов), самых южных и западных его районах и на о-ве Врангеля этих видов обычно по 15—18; лишь в единичных случаях 19—25 видов. Доля этих видов почти постоянна, обычно 5—8 (до 10) %. Заметных широтных и долготных границ по распространению видов этой группы не прослеживается.

3. **Евразиатская группа (ЕАз)** в отличие от евразиатской фракции в целом наиболее многочисленна в Ямало-Гыданском секторе и меньше всего представлена на Чукотском п-ове и о-ве Врангеля. В Ямало-Гыданском секторе выражены зональные изменения численности видов этой группы: 18—26 видов в южных гипоарктических тундрах (до 32—39 в лесотундровой полосе) и 6—13 в арктических. Та же закономерность и по доле видов (рис. 1, *А*). В Таймырском секторе число этих видов немного меньше (не более 28), зональный градиент также прослеживается: 15—28 видов на юге и в центре полуострова и 4—7 — на его севере, т. е. хотя и слабое, но обеднение этой группы к востоку прослеживается, особенно в подзоне арктических тундр.

В Чукотском секторе эта группа немногочисленна: 7—12 видов в западной и центральной частях Чукотки и 3—5 видов — на востоке. Наиболее богаты этими видами флоры гольцово-таежных и стланиковых районов вблизи северной границы леса (14—20 видов, до 31 вида в ЛФ «Черский»). В этих же флорах наблюдается и наибольшая в этом секторе доля евразиатских видов (9.7 %). Меньше всего этих видов и по числу (1—5) и по доле (0.5—1.8 %) на о-ве Врангеля и Чукотском п-ове (рис. 1, *Б*).

Таким образом, виды евразиатской группы каких-либо долготных границ в западных секторах почти не иллюстрируют, но индицируют наличие флористических рубежей между западной и центральной, между центральной и восточной частями Чукотки, а также между таежными и тундровыми ее районами.

4. **Западноевразиатская группа (ЗЕАз)** — одна из двух специфических только для западных секторов Азиатской Арктики, объединяющая виды, распространенные в европейской части Арктики, в Западно-Сибирском и Таймырском секторах, или только в двух последних. Ввиду крайней малочисленности в состав этой группы включены и виды с очень узким ареалом (западносибирско-таймырским), характерные только для этих двух секторов, рассеянно встречающиеся в числе 1—3 по всей территории этих секторов. Роль этих видов тем не менее чрезвычайно важна, так как они являются неоэндемиками этих секторов (*Pedicularis hyperborea*, *Castilleja arctica*)[2] и указывают на происходящие и на этой территории формообразовательные процессы.

В Ямало-Гыданском секторе по числу видов этой группы четко прослеживается широтный градиент: наиболее богаты этими видами флоры южных районов — до 32 видов в лесотундровой ЛФ «Сюнайсале» (рис. 2). В арктических тундрах ЗЕАз виды представлены единично. По изменению доли этих видов также наблюдается зональный тренд: 1—3 (до 5) % на севере и 7—10 (до 14) % — на юге сектора. Долготной границы в пределах полуостровов Ямала и Гыдана не прослеживается.

---

[2] Латинские названия видов приводятся преимущественно по сводке «Арктическая флора СССР» (1960—1987), с дополнениями по сводкам «Флора Сибири» (1987—2003) и «Флора российского Дальнего Востока» (2002).

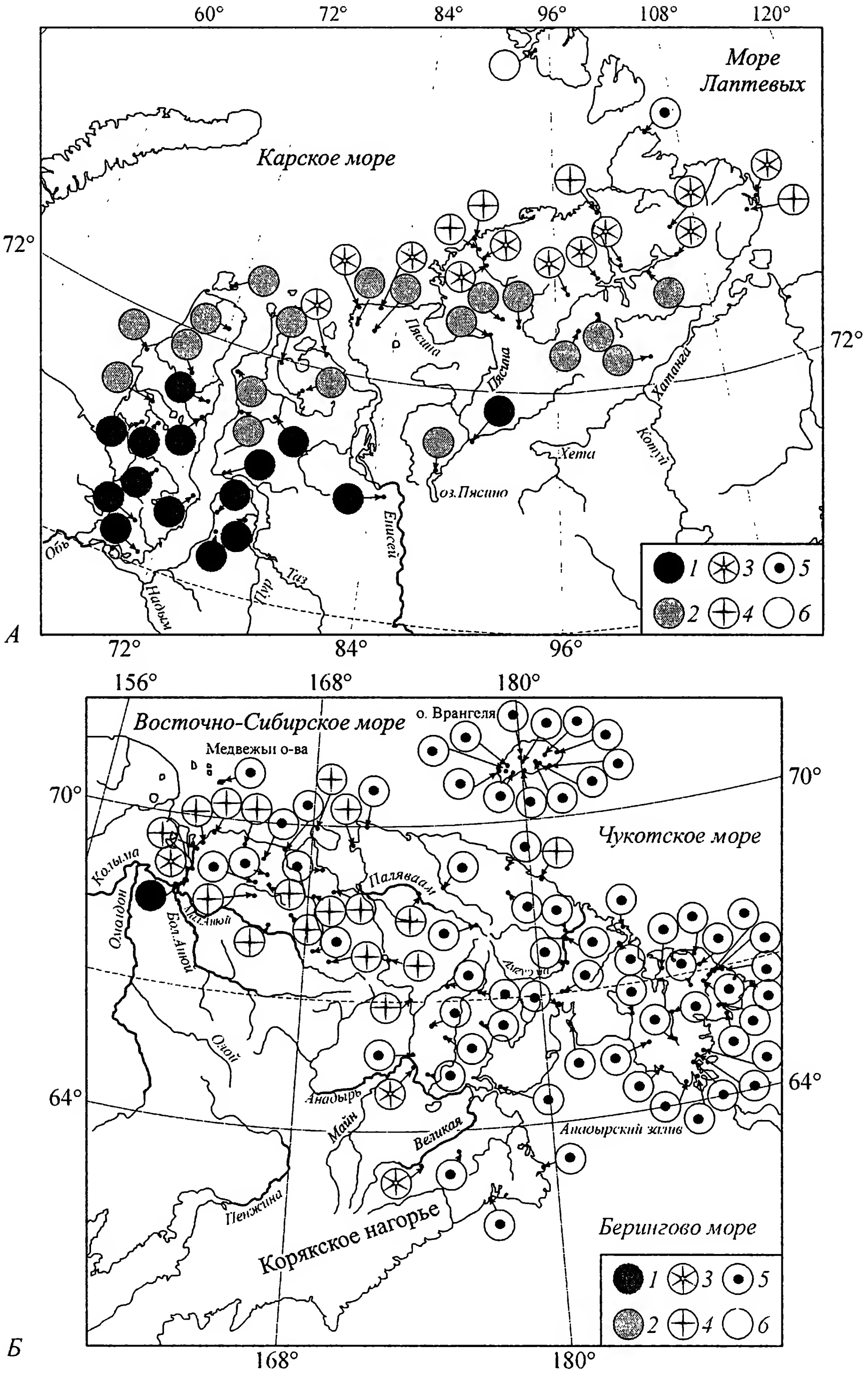


Рис. 1. Доля видов евразиатской (ЕАз) группы (в кружках) в локальных флорах трех секторов Азиатской Арктики.

А — в Ямало-Гыданском и Таймырском секторах, *Б* — в Чукотском секторе. Доля видов, %: *1* — 9—15, *2* — 7—8, *3* — 5—6, *4* — 3—4, *5* — 0.5—2.9, *6* — виды этой группы отсутствуют. На всех картах (рис. 1—12) м. 1 : 9 500 000.

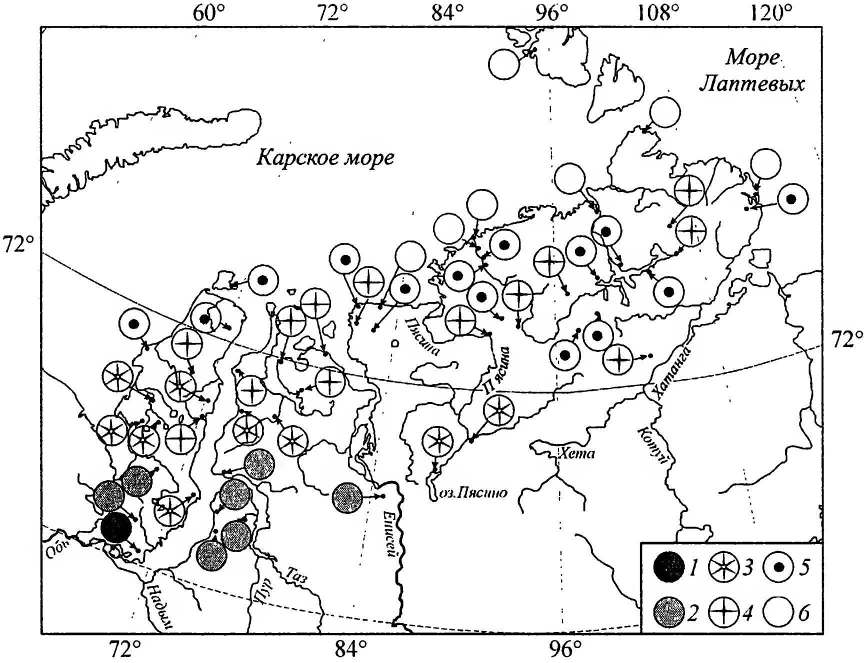


Рис. 2. Число видов западноевразиатской (ЗЕАз) группы в локальных флорах Ямало-Гыданского и Таймырского секторов.

1 — больше 30 видов, *2* — 17—24, *3* — 9—15, *4* — 4—7, *5* — 1—3 вида, *6* — виды этой группы отсутствуют.

В Таймырском секторе наблюдается снижение численности этих видов к северу, вплоть до выпадения ее представителей на северном побережье и островах. Наибольшее число видов ЗЕАз группы отмечается на юго-западе полуострова (до 15 видов — в истоках р. Пясины), что близко аналогичным показателям Ямало-Гыданского сектора, а восточнее долины р. Пясины их представленность невелика — в основном 2—4, редко 6—7 видов (рис. 2). По доле видов изменение параметров не показательно — в большинстве флор эти виды составляют 0.5—2.0 %, и только на юго-западе достигают 5—8 %.

Участие видов этой группы сближает флору западной и южной части Таймыра с Ямало-Гыданским сектором. Малочисленность видов этой группы на большей части территории обоих западных секторов свидетельствует о слабом пополнении флоры сибирских тундр за счет миграции видов из западных районов Евразии.

5. По числу и доле видов **азиатской группы (Аз)** хорошо выделяется основная область их распространения (от Гыдана до Западной и Центральной Чукотки), где этих видов обычно по 10—18, а в краевых частях — на Ямале, на Восточной, Южной Чукотке и о-ве Врангеля — в основном по 5—7 видов.

В Ямало-Гыданском секторе число Аз видов невелико, в основном 4—6 (до 8) на Ямале и до 12 — на Западном Гыдане; и только в лесотундре (пос. Тухарт), на границе с Таймыром, отмечено 14 видов. Доля этих видов немного выше на Гыданском п-ове, чем на Ямале (рис. 3, *А*). Число Аз видов плавно уменьшается к северу, но доля их довольно стабильна. В Таймырском секторе Аз виды более многочисленны (13—20) во флорах внутренних и южных районов, а по окраинам их по 6—11. Доля их во всех локальных флорах практически одинаковая — 5—7 %.

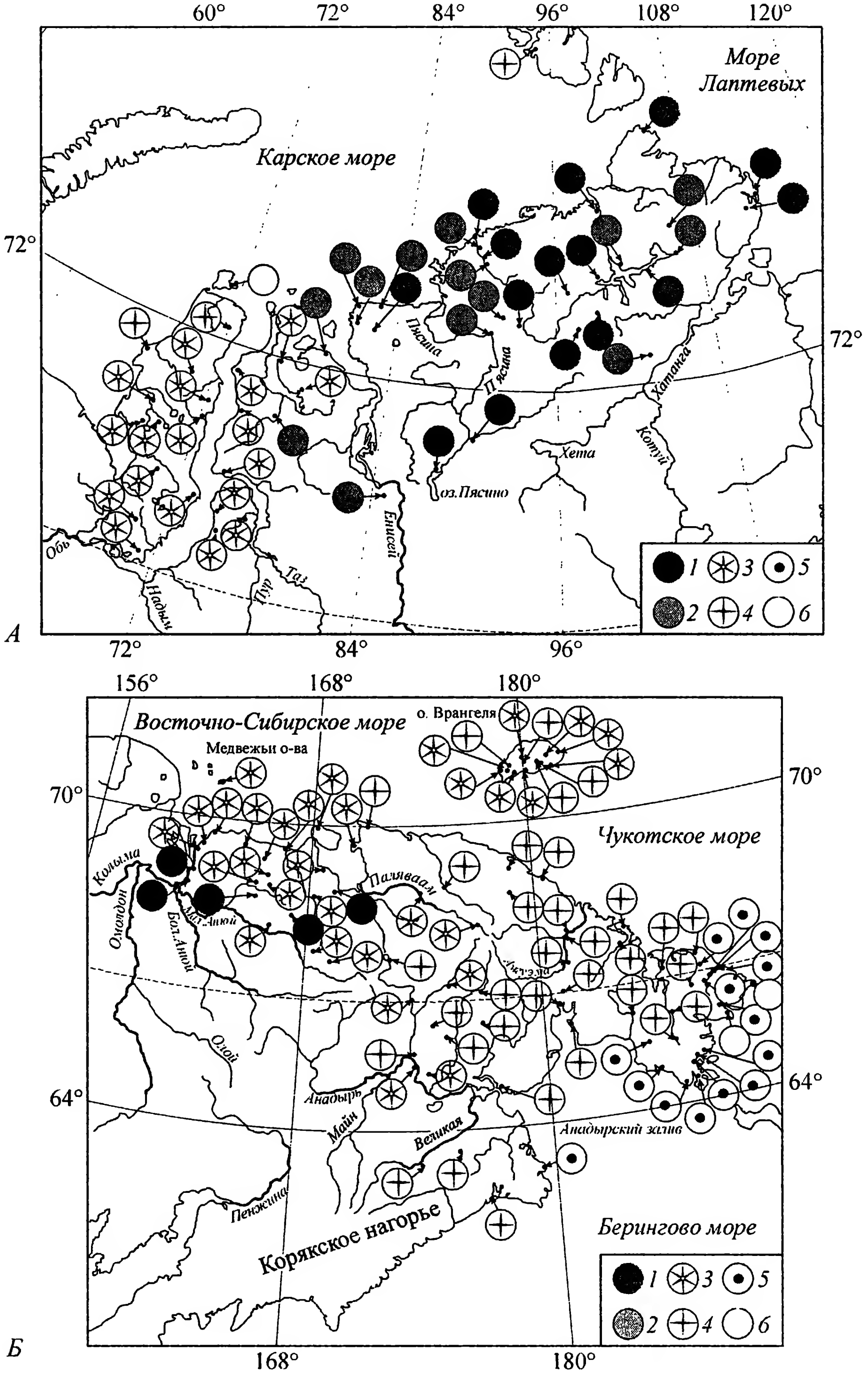


Рис. 3. Доля видов азиатской (Аз) группы в локальных флорах трех секторов Азиатской Арктики.

А — в Ямало-Гыданском и Таймырском секторах, *Б* — в Чукотском секторе. Доля видов, %: *1* — 6—7, *2* — 4—5, *3* — 2.6—3.9, *4* — 1.6—2.5, *5* — 0.3—1.5, *6* — виды этой группы отсутствуют.

В Чукотском секторе по богатству Аз видами выделяется Западная Чукотка, где отмечено по 10—15 (3—4 %) видов, а в северных приморских флорах их всего 3—9 (0.5—2.0 %). Наиболее низкое участие видов этой группы отмечено на Восточной Чукотке — по 1—6 вида, а на побережьях Чукотского п-ова всего 1—3 вида. В центральной и южной частях Чукотки и на о-ве Врангеля этих видов в основном 6—8 (до 11), что составляет 2—3 % (рис. 3, *Б*).

Таким образом, распространение видов этой группы не отражает границ между секторами, но внутри секторов показывает наличие рубежей, вероятно, невысокого ранга, по восточной половине Гыданского п-ова и в Чукотском секторе, где выявляются две более или менее отчетливые долготные флористические границы: между западной и центральной и между центральной и восточной частями Чукотки; о-в Врангеля при этом примыкает к Центральной Чукотке.

6. **Восточноазиатская группа (ВАз)** характерна для Чукотского и Таймырского секторов и должна бы отсутствовать в Ямало-Гыданском. Однако в некоторых флорах восточной половины Гыдана встречается по одному виду или подвиду этой группы (*Papaver pulvinatum*, *Salix arctica* subsp. *jamutaridensis*). Слабая изученность этого района не позволяет сделать однозначного вывода о наличии флористического рубежа между западным и восточным Гыданом.

В Таймырском секторе наблюдается довольно резкое изменение в распространении этих видов. На северной окраине полуострова они отсутствуют или единичны, во флорах внутренних районов Таймыра их от 8—9 до 14—18. Можно предположить наличие флористического рубежа невысокого ранга в районе долины р. Пясины: к востоку от нее число видов этой группы не менее 5—6, западнее (и на побережье) — всегда менее 5. По доле этих видов прослеживается та же закономерность: восточнее долины р. Пясины она несколько выше, западнее, а также на северном и восточном побережье всегда 1.0—2.5 % (рис. 4, *А*). Т. е. в распространении видов ВАз на Таймырском п-ове прослеживаются как зональный, так и долготный градиенты, что еще раз подчеркивает гетерогенность флоры полуострова и наличие границы между его западной (бассейны рек Пясины и Енисея) и восточной (бассейны рек Таймыры и Хатанги) частями, что уже отмечалось Е. Б. Поспеловой (2005, 2007).

В Чукотском секторе наблюдается как минимум две довольно резкие границы по изменению численности видов этой группы. Наиболее богаты ВАз видами флоры южных районов Западной и Центральной Чукотки: обычно по 30—40 видов (9—12 %) (рис. 4, *Б*). Эта территория включает районы, прилегающие к долине р. Малого Анюя, Анадырское плоскогорье, верховья р. Анадыря и р. Белой, среднее течение р. Амгуэмы. Севернее и восточнее (север Анюйского и Чукотского нагорий до Чукотского перешейка, а также о-в Врангеля) число этих видов снижается до 15—25. Беднее всего восточноазиатские виды представлены на Чукотском п-ове: по 5—11 (редко до 14) видов. Изменение (резкий скачок) числа видов этой группы свидетельствует о направлении расселения этих преимущественно бореальных видов в климатические оптимумы голоцена. Значительное богатство этих видов характерно для флор гольцово-таежных районов и районов с выходами известняков (не тундровых территорий). Виды этой группы могут служить индикаторами флористических границ довольно высокого ранга (подпровинции или провинции) на Чукотке.

7. **Среднесибирская группа (СС)** по числу видов невелика, но является специфической для Таймырского сектора (из рассматриваемых). Виды этой группы отсутствуют в Чукотском секторе и на большей части Ямало-Гыданского — на восточной окраине Гыданского п-ова встречаются по одному виду (*Draba sambukii*, *Oxytropis arctica* subsp. *taimyrensis*), а в ЛФ «пос. Тухарт» на его юго-востоке —

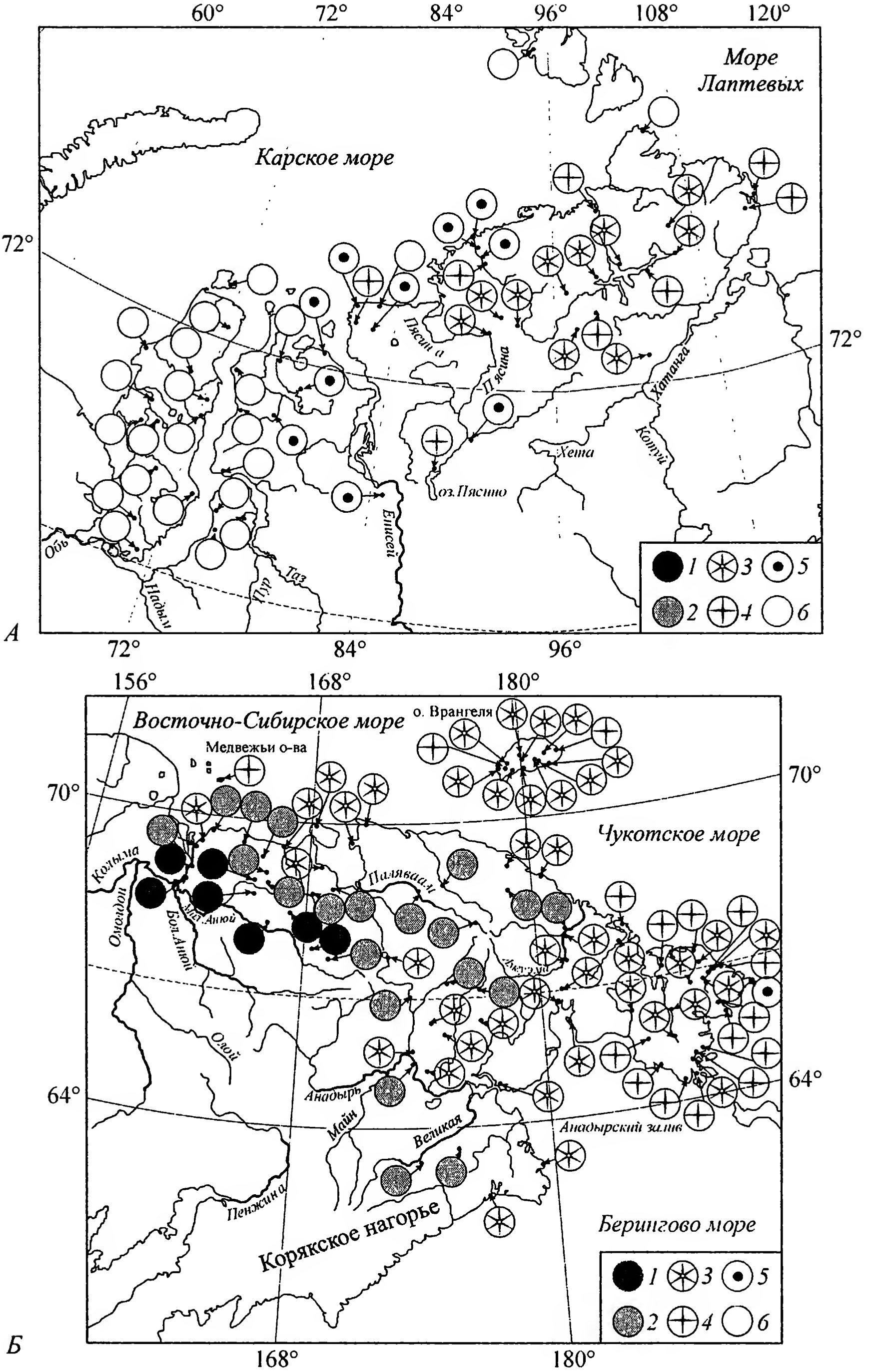


Рис. 4. Доля видов восточноазиатской (ВАз) группы в локальных флорах трех секторов Азиатской Арктики.

А — в Ямало-Гыданском и Таймырском секторах, *Б* — в Чукотском секторе. Доля видов, %: *1* — 10—12.8, *2* — 7—9, *3* — 3—6, *4* — 1.6—2.9, *5* — 0.4—1.5, *6* — виды этой группы отсутствуют.

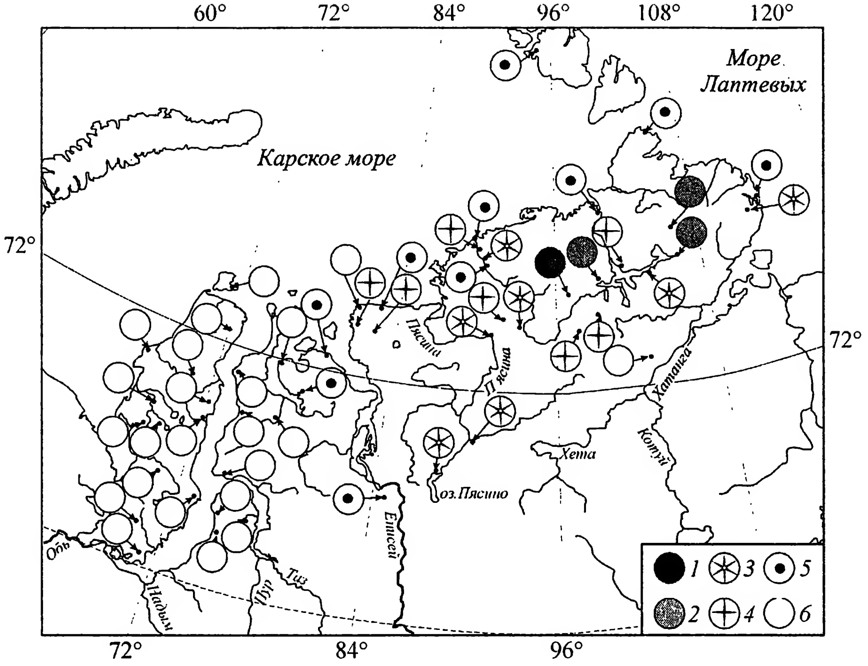


Рис. 5. Число видов среднесибирской (СС) группы в локальных флорах в Ямало-Гыданском и в Таймырском секторах.

1 — 20 видов, *2* — 11—13, *3* — 5—8, *4* — 3—4, *5* — 1—2 вида, *6* — виды этой группы отсутствуют.

2 вида (*Pedicularis incarnata*, *Saussurea parviflora*). Недостаток данных по этой территории не позволяет делать каких-либо заключений, но и по ряду других групп восточная часть Гыдана отличается от западной и сближается с Западным Таймыром.

В Таймырском секторе число видов этой группы сильно варьирует: на северных побережьях — 1—2 вида или отсутствуют, а на юге — 5—8 (рис. 5). Во внутренних горных и предгорных районах (окрестности оз. Таймыр) в некоторых флорах их число, как и доля, резко увеличивается — до 11—20 видов (4—6 %), хотя обычно доля видов этой группы составляет 1—2 %. Обращает на себя внимание наличие в составе этой группы таймыро-путоранских эндемиков — *Puccinellia byrrangensis*, *P. gorodkowii*, *Papaver variegatum*, *Draba sambukii*, *D. taimyrensis*, *Oxytropis putoranica*, *Taraxacum byrrangica*, произрастающих в горных и предгорных районах гор Бырранги (Поспелова, Поспелов, 2002) и плато Путорана, и субэндемиков, ареал которых смещается к востоку — *Claytonia joanneana*, *Papaver pulvinatum*, *Oxytropis middendorffii* s. str., *O. arctica* subsp. *taimyrensis*, *O. tichomirovii*. Присутствие этой немногочисленной группы видов с очень узкими ареалами характеризует степень самобытности флоры Таймырского сектора.

8. **Чукотская группа (Ч)** является одной из трех специфических только для Чукотского сектора. Зональный градиент — обеднение к северу, хотя и перекрывается здесь другими факторами (в том числе и историческим), но все же заметно, что флоры северного побережья беднее видами Ч, чем расположенные южнее. Прослеживаются две нерезко выраженные долготные границы по изменению числа и доли видов Ч: наиболее богаты этими видами флоры центральной части Чукотки (кроме ее севера), где их в основном 19—25 видов, до 32 (рис. 6), или 6—8 %, чуть меньше их на Западной (7—18 видов, или 4—6 %) и на Восточной Чукотке (10—15 видов,

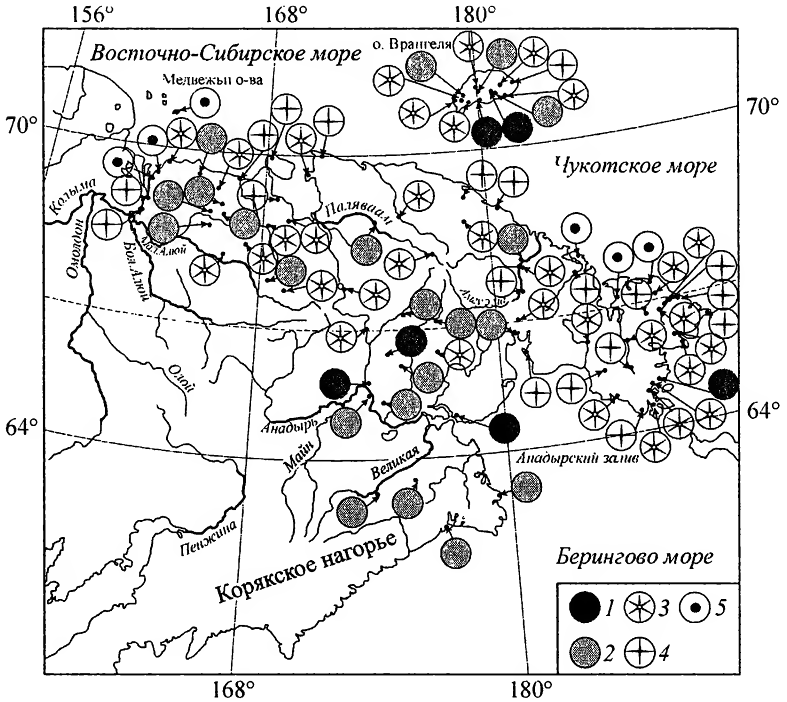


Рис. 6. Число видов чукотской (Ч) группы в локальных флорах Чукотского сектора. *1* — 25—32 вида, *2* — 17—24, *3* — 11—16, *4* — 7—10, *5* — 1—6 видов.

3—4 %) — восточнее долины р. Амгуэмы. По доле этих видов закономерности выражены несколько слабее.

Максимальная представленность чукотских видов (до 29—32) выявлена на Южной Чукотке — в районе хр. Пекульней и Золотого хребта — и в центральных районах о-ва Врангеля, что свидетельствует об интенсивных формообразовательных процессах, проходивших на этих территориях. Кроме того, на водоразделах рек Анадырь и Колыма происходило формирование самобытной группы чукотско-охотских, преимущественно горных видов (например, *Arenaria tschuktschorum*, *Trollius chartosepalus*, *Ermania parryoides*, *Taraxacum soczavae* и др.), а обилие эндемичных видов на о-ве Врангеля широко известно (Петровский, 1988).

9. **Евразиатско-западноамериканская группа (ЕАз-ЗАм)** довольно стабильно представлена во всех изученных секторах. Ее роль относительно выше во флорах Ямало-Гыданского сектора (10—13 %), а число этих видов почти одинаково во всех секторах.

В Ямало-Гыданском секторе прослеживается слабый зональный тренд — уменьшение их численности к северу (20—24 вида — на юге, 14—18 — на севере, 5 — на о-ве Белом). В Таймырском секторе зональный градиент выражен сильнее: до 24—26 видов в наиболее южных ЛФ, 14—23 — во внутренних районах Таймыра, по 9—12 видов на северном побережье. На самых северных островах всего 1—4 вида. Доля ЕАз-ЗАм видов в этом секторе чуть ниже, чем в Ямало-Гыданском — 7—10 %. Долготных границ в западных секторах по этой группе не прослеживается, наблюдается лишь постепенное снижение их участия с запада на восток, что обусловлено повышением общего видового разнообразия флор в этом направлении.

В Чукотском секторе ЕАз-ЗАм виды представлены довольно равномерно. Самые богатые (29—36) этими видами флоры расположены преимущественно на территории с господством стланика на Южной Чукотке и на гольцово-таежных территориях Западной Чукотки (а из тундровых районов Чукотки — только флоры окрестностей устья р. Анадырь, среднего течения р. Амгуэмы и пос. Бараниха). В большинстве ЛФ Западной и Южной Чукотки отмечено 21—27 видов этой группы. На Восточной Чукотке — преимущественно 17—24 (до 26); на о-ве Врангеля — 10—20 видов. Доли видов этой группы составляют 7—10 % на Западной и Южной Чукотке и 5—7 % — на остальной территории. По распространению этих видов заметные флористические рубежи не прослеживаются.

Выше мы отмечали, что доля преимущественно евразиатской фракции весьма стабильна во всех секторах, это же можно сказать и про евразиатско-западноамериканскую группу.

10. **Азиатско-западноамериканская группа (Аз-ЗАм)** беднее всего представлена на п-ове Ямал — не более 10 видов, причем число их снижается как на севере, так и на юге. Несколько богаче ими флоры Гыданского п-ова, причем на юге они также несколько беднее. По доле этих видов прослеживается та же тенденция — 4—6 % на Ямале и Тазовском (резко уменьшается к югу — до 2—3 %), 8—10 % — на Гыданском полуостровах. Т. е. наблюдается нерезкая долготная граница между Ямалом и Тазовским полуостровами, с одной стороны, и Гыданским — с другой.

В Таймырском секторе число видов этой группы обычно выше, чем в Ямало-Гыданском, и оно возрастает к востоку. Максимально оно во флорах окрестностей оз. Таймыр (до 31 вида) и на юго-востоке полуострова, а на западе заметно ниже — 13—18, до 24 видов (рис. 7, *А*). Доля видов Аз-ЗАм составляет в основном 8—10 (до 12) % и не показывает закономерных изменений. Существенное увеличение численности азиатско-западноамериканских видов восточнее бассейна р. Пясины (20—30), возможно, отражает долготную флористическую границу неясного пока ранга, что уже отмечалось ранее (Поспелова, 2005, 2007), причем, согласно Е. Б. Поспеловой, в подзоне северных гипоарктических тундр она идет примерно по водоразделу рек Пясина—Таймыра, а в южных смещается к востоку, захватывая бассейн правого притока р. Пясины — р. Дудыпты.

В Чукотском секторе представленность видов Аз-ЗАм в среднем выше (больше 20 видов) и немного снижается в ЛФ на морских побережьях (рис. 7, *Б*). Доля их варьирует от 6 до 10 %, т. е. в тех же пределах, что и в других секторах.

Виды этой группы диагностируют межсекторальные различия, а в западных секторах намечаются и внутрисекторальные различия.

11. **Восточноазиатско-западноамериканская группа (ВАз-ЗАм)** демонстрирует значительный долготный градиент как в западных, так и между западными и самым восточным сектором. Эти виды почти полностью отсутствуют в Ямало-Гыданском секторе, что естественно, за исключением крайне восточных флор Гыданского п-ова (1—3 вида). В Таймырском секторе число видов этой группы невелико и довольно заметно варьирует, снижаясь к северу и югу от центральных районов: от (1)2—5 на западе до 9—14(16) на востоке, причем наиболее богатые этими видами флоры расположены в восточной половине п-ова Таймыр. По доле этих видов (2—4 до 5 %) в Таймырском секторе долготных изменений не просматривается.

Богатство флор Чукотского сектора этими видами многократно выше. Западная Чукотка и о-в Врангеля слегка отличаются по числу этих видов (обычно по 20—30) от остальных районов Чукотки, где их преимущественно по 30—40, что, возможно, отражает наличие флористического рубежа невысокого ранга. Число видов этой группы одинаково высокое как в тундровых, так и в лесотундровых и стланиковых

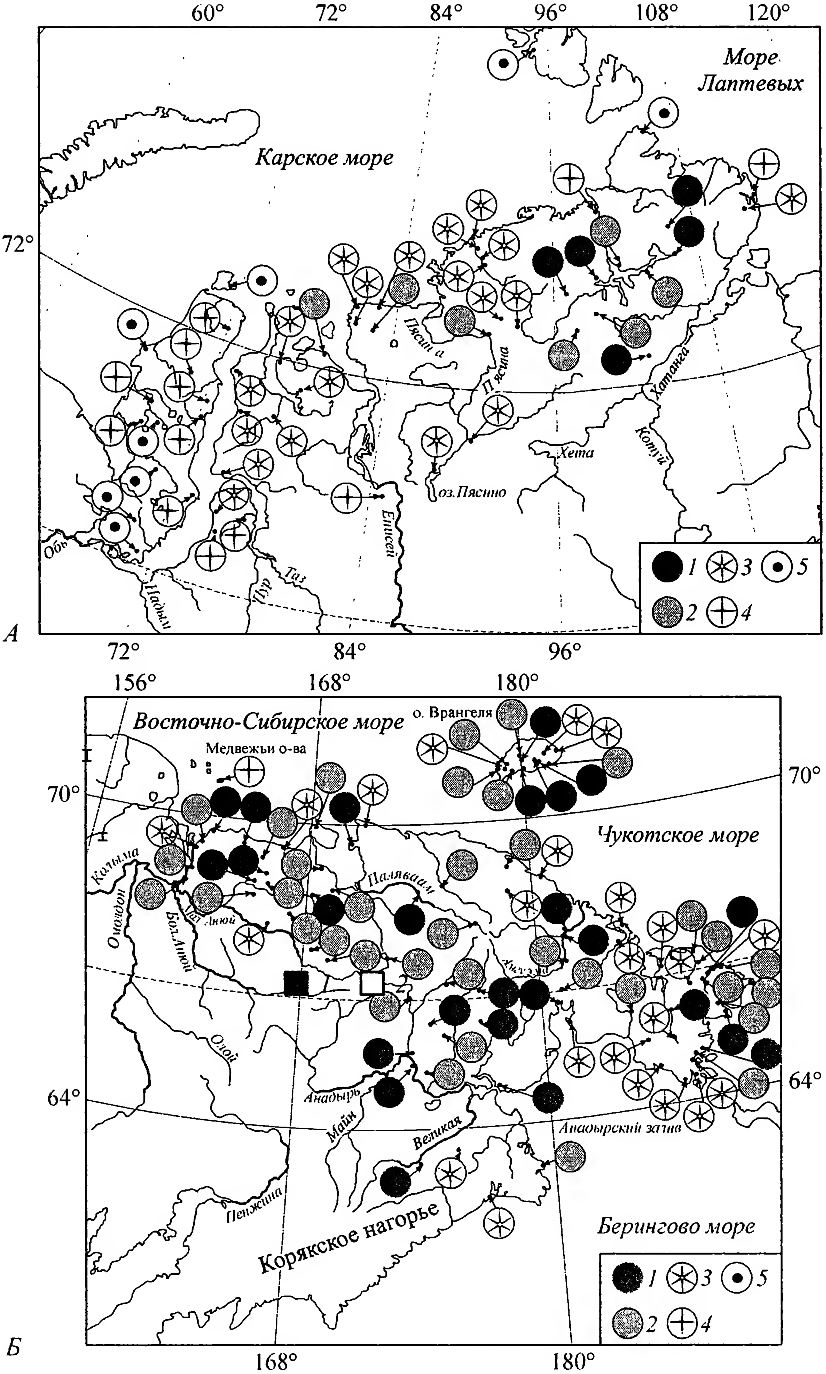


Рис. 7. Число видов азиатско-западноамериканской (Аз-ЗАм) группы в локальных флорах трех секторов Азиатской Арктики.

А — в Ямало-Гыданском и Таймырском секторах, *Б* — в Чукотском секторе. *1* — 25—32 вида, *2* — 20—24, *3* — 12—19, *4* — 8—11, *5* — 1—8 видов.

районах Чукотки. По доле этих видов существенных различий не наблюдается: в большинстве флор — 9—10 (до 12) %, только в самых западных районах (от низовий р. Колымы до долины р. Погынден), на о-ве Врангеля и южнее долины р. Анадырь эта доля меньше, чем в других районах (всегда менее 10 %).

Таким образом, распространение видов этой группы подтверждает наличие флористических рубежей между исследуемыми секторами и, возможно, рубежей невысокого ранга (округа, района) внутри Таймырского и Чукотского секторов.

12. **Восточноамериканско-евразиатскую группу (ВАм-ЕАз)** по представленности в секторах можно назвать антиподом восточноазиатского-западноамериканской. Больше всего этих видов в Ямало-Гыданском и меньше всего в Чукотском секторе. Численность видов этой группы во флорах всех секторов невелика (преимущественно 3—6 в западных, и 1—2 вида на Чукотке).

В Ямало-Гыданском секторе прослеживается слабый зональный градиент — сокращение их числа к северу, но на большей части территории их 4—5 (до 10), а доля видов довольно стабильна (2—4 %). В Таймырском секторе в большинстве флор также по 4—5 видов (1.5—3 %), причем западная часть Таймыра немного богаче этими видами. Каких-либо заметных долготных различий в пределах каждого из западных секторов не прослеживается.

На большей части Чукотского сектора отмечено по 1—2 представителя этой группы или они отсутствуют (только на Западной Чукотке и на Чукотском п-ове), немного больше этих видов (2—3) на северо-западных приморских территориях (и даже в ЛФ о-ва Четырехстолбового) и на о-ве Врангеля (обычно 3—4, до 5), т. е. число этих видов в Чукотском секторе не уменьшается, а увеличивается к северу. Доля этих видов почти всегда меньше 1 %, только на западе северного побережья и на о-ве Врангеля составляет 1—2 %. Ничтожное число видов этой группы в Чукотском секторе, вероятно, объясняется краевой частью их ареала. Таким образом, распространение видов этой группы почти не иллюстрирует наличия рубежей как между секторами, так и внутри их.

13. **Восточноазиатско-американская группа (ВАз-Ам)** полностью отсутствует в Ямало-Гыданском секторе (исключение: 1 вид — *Barbarea orthoceras* — в ЛФ «пос. Тухарт» на крайнем юго-востоке Гыдана) и очень малочисленна в Таймырском секторе (в большинстве флор по 1—3 вида) (рис. 8, *А*). Только в двух флорах в окрестностях оз. Таймыр их по 6—8 (большей частью это реликтовые популяции горных видов, оторванные от основного ареала). Доля этих видов в ЛФ также крайне низка: 0.5—2 %. Долготных границ в пределах Таймырского сектора виды этой группы не показывают.

В Чукотском секторе число ВАз-Ам видов в ЛФ существенно выше, чем в Таймырском, но закономерного изменения численности этих видов нет. На Западной Чукотке их относительно мало (5—10, до 15); на Центральной Чукотке и на востоке Чукотского п-ова в большинстве флор по 12—15 и до 16 видов. Прослеживается снижение числа этих видов в самых северных районах (5—9) и на о-ве Врангеля (3—7, до 14). На Чукотском п-ове численность видов ВАз-Ам варьирует от 3 до 16, чаще по 11—13. Доля этих видов в подавляющем большинстве флор Центральной (кроме наиболее северных районов) и Восточной Чукотки чуть выше, чем на Западной Чукотке и о-ве Врангеля (рис. 8, *Б*).

Таким образом, распространение видов этой группы подтверждает наличие флористических рубежей между исследуемыми секторами.

14. **Чукотско-американская группа (Ч-Ам)** представлена только в Чукотском (из рассматриваемых) секторов. По повышенному числу этих видов резко выделяются восточные районы Чукотки, а Западная Чукотка заметно отличается их ма-

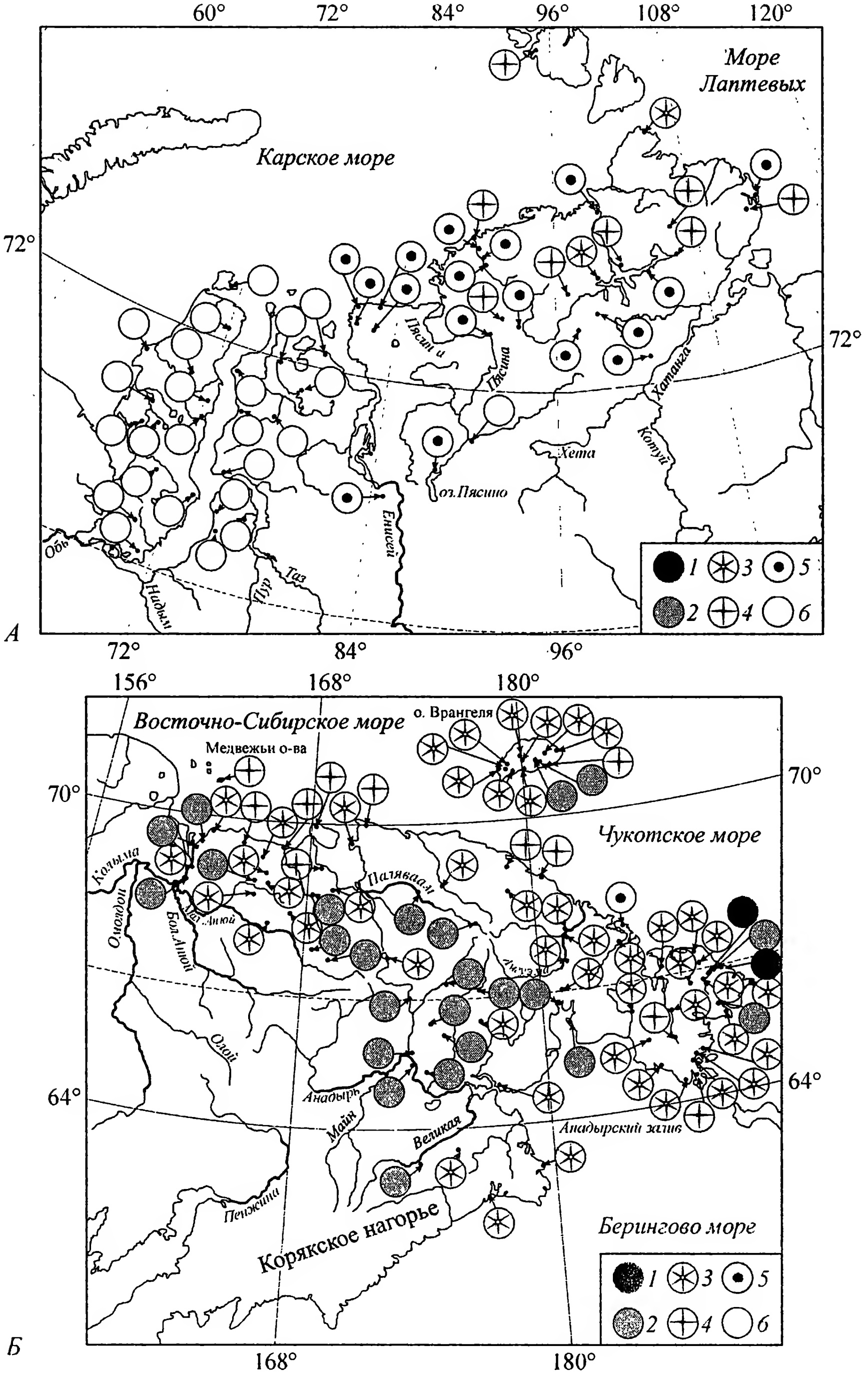


Рис. 8. Доля видов восточноазиатско-американской (ВАз-Ам) группы в локальных флорах трех секторов Азиатской Арктики.

А — в Ямало-Гыданском и Таймырском секторах, *Б* — в Чукотском секторе. Доля видов, %: *1* — 5.1—5.3, *2* — 4.0—4.8, *3* — 2.6—3.9, *4* — 1.5—2.4, *5* — 0.5—1.4, *6* — виды этой группы отсутствуют.

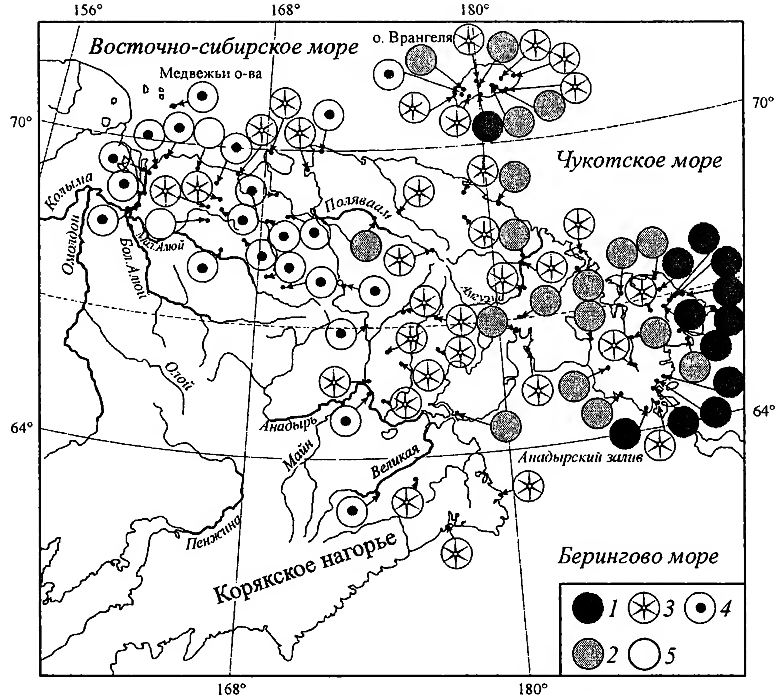


Рис. 9. Число видов чукотско-американской (Ч-Ам) группы в локальных флорах Чукотского сектора. *1* — 16—24 вида, *2* — 10—15, *3* — 5—9, *4* — 1—3, *5* — виды этой группы отсутствуют.

лочисленностью (рис. 9), т. е. намечаются две долготные границы: между Западной и Центральной Чукоткой (включая о-в Врангеля) и между восточным побережьем Чукотки и более западными ее территориями. По доле этих видов прослеживается только один рубеж: восточная часть Чукотки (особенно Чукотский п-ов) и о-в Врангеля отличаются от остальных районов повышенной долей (4—6 %) этих видов, а на Центральной Чукотке их от 1.5 до 3.0 %. На Западной Чукотке доля этих видов чаще всего ниже 1 % и еще снижается в гольцово-таежных районах. Таким образом, по распространению видов этой группы регистрируются как межсекторальные, так и внутрисекторальные флористические рубежи.

15. **Чукотско-американско-западноевразиатская группа (Ч-Ам-ЗЕАз)** малочисленна в западных секторах и ненамного богаче представлена на Чукотке. В Ямало-Гыданском секторе эти виды единичны или (реже) отсутствуют на севере и немного увеличивают численность (до 5—8 видов) на его юге. Доля этих видов также возрастает с севера на юг (рис. 10, *А*). Представленность этой группы отражает здесь зональные изменения, и, возможно, наличие рубежа между Ямалом и Тазовским п-овом, с одной стороны, и Гыданским п-овом — с другой.

В Таймырском секторе эти виды отсутствуют или единичны, лишь в его юго-западной части их численность достигает 3—4. Долготные и широтные изменения внутри Таймырского сектора по этой группе не прослеживаются.

В Чукотском секторе число Ч-Ам-ЗЕАз видов невелико на большей его части и диагностирует наличие флористической границы невысокого ранга между Западной Чукоткой, севером Центральной Чукотки и о-вом Врангеля, с одной стороны (где их отмечено в основном по 4—6 (от 3 до 9) видов) и большей частью Цент-

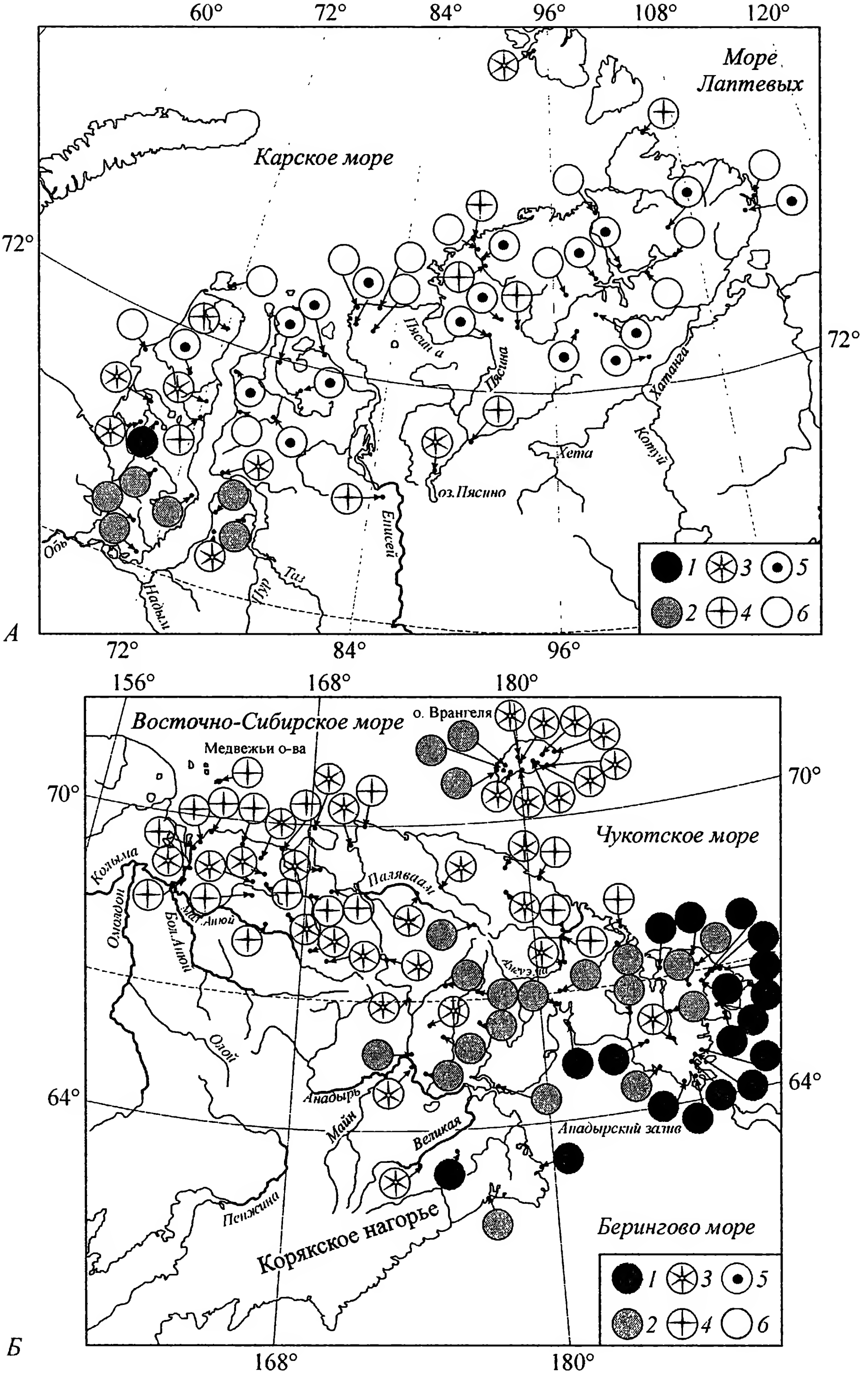


Рис. 10. Доля видов чукотско-американско-западноевразиатской (Ч-Ам-ЗЕАз) группы в локальных флорах трех секторов Азиатской Арктики.

А — в Ямало-Гыданском и Таймырском секторах, *Б* — в Чукотском секторе. Доля видов, %: *1* — 3.7—4.4, *2* — 2.7—3.6, *3* — 1.8—2.6, *4* — 0.8—1.7, *5* — 0.4—0.7, *6* — виды этой группы отсутствуют.

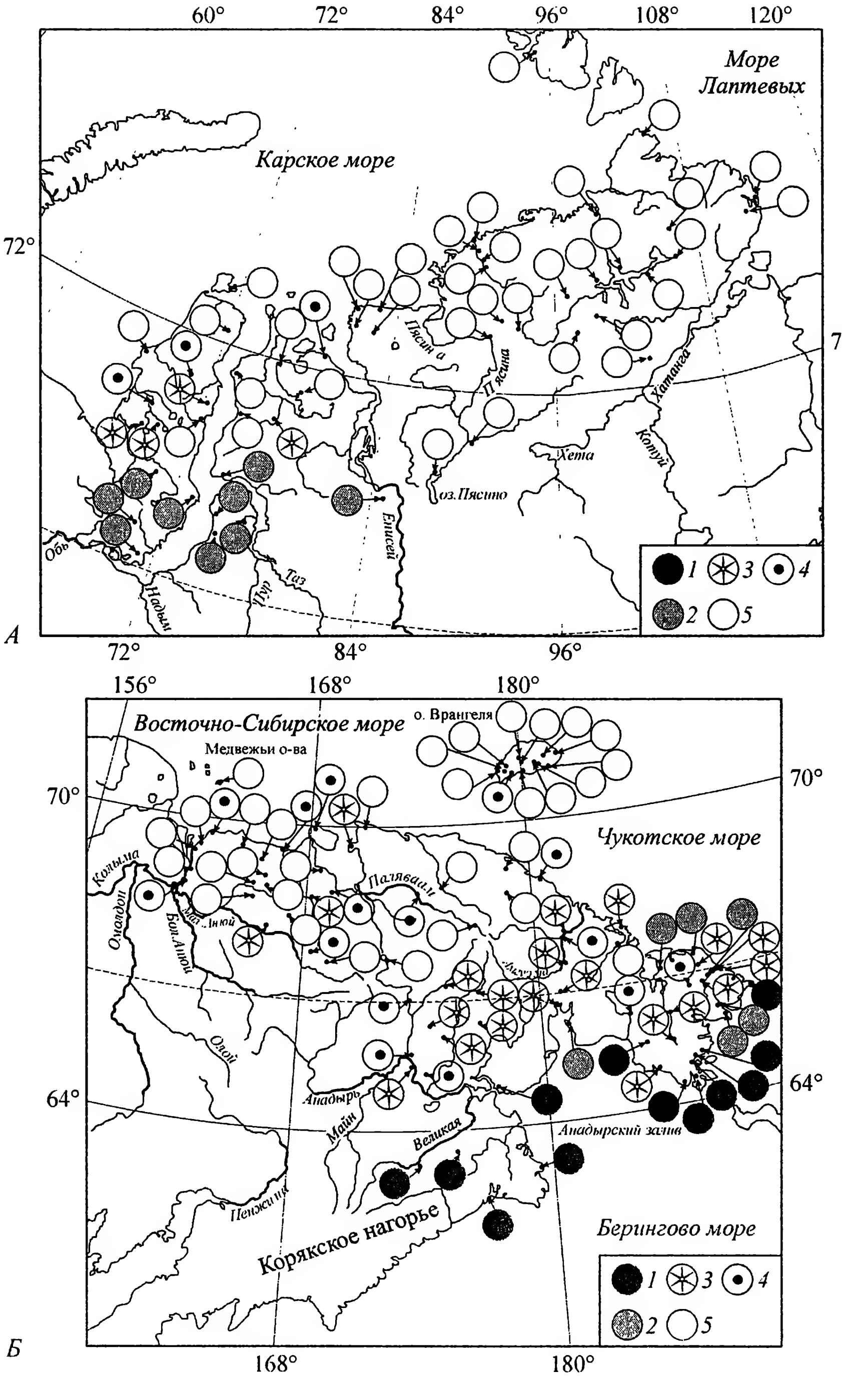


Рис. 11. Число видов амфиокеанической (аО) группы в локальных флорах трех секторов Азиатской Арктики.

А — в Ямало-Гыданском и Таймырском секторах, *Б* — в Чукотском секторе. *1* — 7—12 видов, *2* — 4—6, *3* — 2—3, *4* — 1, *5* — виды этой группы отсутствуют.

ральной Чукотки, Южной и Восточной Чукоткой — с другой, где в большинстве флор их 11—14, а в некоторых — до 16—18. По доле этих видов прослеживаются те же тенденции, только слабее выраженные (рис. 10, *Б*). Чуть более высокой долей (всегда больше 4 %) незначительно выделяются флоры крайнего востока Чукотского п-ова и северо-востока Корякского нагорья, что, возможно, показывает еще одну флористическую границу невысокого ранга.

Таким образом, виды чукотско-американско-западноевразиатской группы хорошо диагностируют различия между рассматриваемыми секторами и показывают один (возможно, два) рубежа невысокого ранга (округа, района) в Чукотском секторе.

16. **Амфиокеаническая группа (аО)** демонстрирует резкое отличие сравниваемых секторов Азиатской Арктики — полное отсутствие этих видов на Таймыре и значительное изменение параметров в пределах Чукотского сектора. В Ямало-Гыданском секторе эти виды единичны или отсутствуют в нескольких северных ЛФ (рис. 11, *А*), доля их составляет 0.5—1.3 %; в более южных районах их немного больше — 3—4 %. Долготных изменений по этой группе в пределах сектора не наблюдается.

В Чукотском секторе наиболее богаты видами этой группы флора северо-востока Корякского нагорья, побережья Южной Чукотки и крайнего юго-востока Чукотского п-ова — 3—5 % (рис. 11, *Б*). Севернее этих территорий численность видов аО снижается более чем вдвое и доля их почти во всех ЛФ составляет 0.5—1.0 %. Севернее территории с господством стлаников и долины р. Амгуэмы (на Западной Чукотке, севернее Центральной Чукотки и о-ве Врангеля) амфиокеанические виды в основном отсутствуют, реже единичны. Таким образом, в Чукотском секторе по числу и доле амфиокеанических видов прослеживаются две отчетливые границы, примерно совпадающие с широтами 64 и 66°.

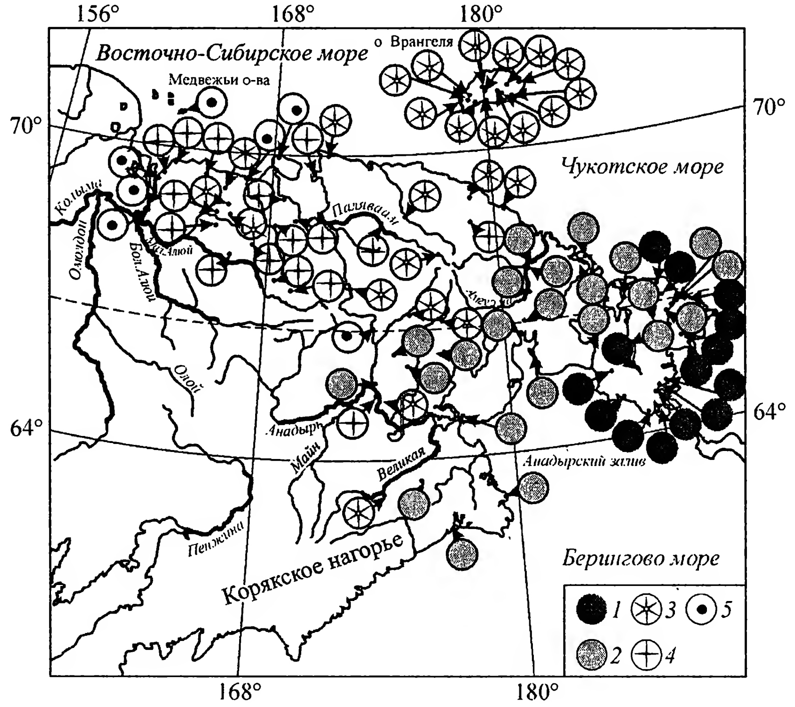


Рис. 12. Доля видов притихоокеанской (Отих) группы в локальных флорах Чукотского сектора. Доля видов, %: *1* — 15—18, *2* — 10—14, *3* — 7—9, *4* — 5—6, *5* — 3—4.

17. **Притихоокеанская (чукотско-западноамериканская) группа (Отих)** — третья из характерных только для Чукотского сектора. Меньше всего этих видов во флорах краевой части их ареала (на правобережье р. Колымы — 10—14 видов) и на Западной Чукотке, севере Центральной Чукотки и о-ве Врангеля (преимущественно 17—24 вида). Во флорах большей части Центральной и Южной Чукотки и запада Чукотского п-ова видов этой группы всегда больше 30, обычно около 40 (до 47), а максимум наблюдается на восточном побережье Чукотского п-ова — 54—72 видов. По доле видов этой группы наблюдаются сходные изменения (рис. 12). Интересно отметить, что по доле этих видов запад Чукотского п-ова оказывается ближе к его восточной окраине, а не к более западным районам, как и по числу этих видов. Таким образом, представленность видов этой группы показывает две довольно отчетливые флористические границы: одна отделяет северные и западные районы от остальных, другая — восток Чукотского п-ова.

18. **Приатлантическая (восточноамериканско-западноевразиатская) группа (Оатл)** характерна только для западных секторов и отсутствует на Чукотке. В Ямало-Гыданском секторе этих видов меньше всего в северных районах (1—3 вида, менее 1.5 %, реже они отсутствуют), а больше всего — в южных (5—6 видов, 2—3 %). Чуть большим участием видов этой группы слегка выделяется юг Ямала и запад Тазовского п-ова. На Таймыре эта группа малочисленна во всех флорах (1—4 вида, 0.5—2.0 %). На северном побережье обычно отмечается в разных флорах только по одному виду Оатл (*Cerastium regelii* ssp. *caespitosum*, или *Dryas octopetala* ssp. *incisa*, или *Betula nana*) или (чаще) они отсутствуют. Закономерностей в распределении этих видов не прослеживается, но их присутствие — одна их характернейших черт флор западных секторов Азиатской Арктики, маркирующая их связь с европейскими флорами.

Обсуждение результатов

Проведенный нами анализ представленности различных долготных фракций и групп в трех секторах Арктики выявил наличие закономерных изменений показателей по нескольким направлениям:

Широтный градиент как на уровне фракций, так и на уровне групп ярко выражен в западных секторах (Ямало-Гыданском и Таймырском) и отсутствует или слабо выражен на Чукотке, что соответствует различию их физико-географических условий. Он проявляется в снижении в локальных флорах в направлении с юга на север числа и доли видов многих групп и фракций, например евразиатской фракции (II),[3] почти циркумполярной (2), евразиатской (3), евразиатско-западноамериканской (9), восточноазиатско-западноамериканской (11) групп и др. Противоположную тенденцию — увеличение к северу — проявляет доля циркумполярной фракции (I) и циркумполярной группы (1) в западных секторах, что уже отмечалось нами ранее (Юрцев и др., 2001) и значительно слабее — число видов восточноамериканско-евразиатской группы (12) на Чукотке.

Долготный градиент показателей четко прослеживается во всех фракциях, в большинстве групп с широкими ареалами и во всех группах с узкими ареалами. Прослеживается увеличение *с запада на восток* числа и доли видов в одних группах: восточноазиатской (6), азиатской (5), азиатско-западноамериканской (10), восточноазиатско-западноамериканской (11), восточноазиатско-американской (13); или *с востока на запад* — в других группах: например, евразиатской (3), западно-евразиатской (4), восточноамериканско-евразиатской (12), как между секторами, так и внутри секторов. Изменения по числу видов и их доли не всегда совпадают, например представленность видов циркумполярной фракции (I) мало изменяется по числу видов с запада на восток, зато доля ее в этом направлении проявляет четкую тенденцию к уменьшению. Участие видов преимущественно евразиатской фракции (III), напротив, растет по абсолютному числу видов к востоку при сохранении очень стабильной доли в локальных флорах.

---

[3] В скобках после полного названия фракции или группы приводится номер ее согласно системе долготных географических фракций и групп, приведенной в начале статьи.

Градиент океаничности—континентальности проявляется в увеличении в континентальных районах числа и/или доли видов (например, азиатской (5) и среднесибирской (7) групп), а также и снижении представленности там же (вплоть до почти полного выпадения на Таймыре) видов приокеанической фракции (V), амфиокеанической (16) и чукотско-американско-западноевразиатской (15) групп.

Выявлено также отсутствие какого-либо отчетливого градиента в нескольких группах — как малочисленных, например восточноамериканско-евразиатской (12), так и довольно богато представленных — евразиатско-западноамериканской (9), почти циркумполярной (2) группах. Плавное изменение числа и/или доли этих групп не маркирует каких-либо границ, даже секторальных, хотя по всем остальным группам межсекторальные различия хорошо прослеживаются.

Фракции, включающие виды с наиболее широкими ареалами: циркумполярная (I), евразиатская (II), преимущественно евразиатская (III), являются для исследуемых секторов одновременно и интегрирующими, поскольку представлены во всех секторах, и дифференцирующими, поскольку они представлены различно или по абсолютному числу, или по доле и таким образом диагностируют межсекторальные, а в некоторых случаях и внутрисекторальные различия. Наиболее хорошими индикаторами различий между секторами являются, естественно, дифференцирующие фракции и группы — те, которые присутствуют только в одном или двух из рассматриваемых секторов. Следует отметить, что в пределах фракций (кроме циркумполярной) разные группы показывают разные тренды, иногда не совпадающие с выявленными для фракции в целом.

Совпадение или близкое местонахождение рубежей, наметившихся по перепаду численности представителей разных групп, несомненно, свидетельствует о более высоком ранге этих рубежей по сравнению с выявленными по распространению только одной группы.

Так, в **Ямало-Гыданском секторе** локальные флоры восточной части Гыданского п-ова отличаются по разным показателям от остальных флор этого сектора и близки к западно-таймырским по представленности многих групп преимущественно северо-азиатского распространения, а также специфических для Таймырского и/или Чукотского секторов, например восточноазиатской (6), среднесибирской (7), восточноазиатско-западноамериканской (11), восточноазиатско-американской (13). Флоры этого района оказываются ближе к таймырским также и по числу и доле видов азиатской группы (5). Ранг этого рубежа, проходящего параллельно Енисейской губе в восточной части Гыдана, может быть очень высоким — на уровне границы флористической провинции. Положение границы Ямало-Гыданской подпровинции во флористическом районировании Арктики Б. А. Юрцева, А. И. Толмачева и О. В. Ребристой (1978) проводилась по Енисею на основе распространения дифференциальных видов, но специальных флористических исследований по западному берегу Енисея и Енисейской губы до сих пор не удалось провести. Интересно, что по результатам филогенетического районирования, проведенного на основе других критериев (Малышев и др., 2000), восточная часть Гыдана присоединена к Таймыру. В то же время и в сводке «Флора Сибири» (1987—2003) Ямальский р-н ограничивался с востока примерно серединой Гыданского п-ова, однако этот рубеж представляет собой административную границу Таймырского автономного округа и, следовательно, не несет никакой флористической информации.

Значительно слабее выражен и, несомненно, имеет более низкий ранг рубеж между п-овом Ямал и Западным Гыданом, наблюдаемый по распространению видов азиатско-западноамериканской группы (10) и преимущественно евразиатской фракции (III). При этом по характеру распространения представителей разных групп и фракций Тазовский п-ов может примыкать либо к Ямалу — по преимущественно евразиатской фракции (III), чукотско-американско-западноевразиатской (15) и приатлантической (18) группам, либо к Гыдану — по азиатско-западноамериканской группе (10).

В **Таймырском секторе** выявляется заметный рубеж между «западным» и «восточным» Таймыром, проходящей восточнее долины р. Пясины по распространению преимущественно евразиатской фракции (III), восточноазиатской (6), азиатско-западноамерианской (10), восточноазиатско-западноамериканской (11) групп и менее выраженный рубеж возле оз. Таймыр (по среднесибирской группе (7), вероятно, отделяющий локальные флоры в горах Бырранга от таковых более равнинных территорий). Флора восточной части Таймыра, таким образом, характеризуется более тесными связями с флорами восточных секторов Азии и Северной Америки, а западной части — с европейскими флорами, и есть основания полагать, что либо Таймырскую подпровинцию следует разделить на две части, из которых западную следует объединить с восточным Гыданом, а восточную, скорее всего, присоединить к Анабаро-Оленекской (сходство по таксономическим спектрам между ними довольно высокое), либо включить в единую Восточногыданско-Таймырскую подпровинцию, разделенную на два округа с границей, проходящей по восточной окраине бассейна р. Пясины.

К сожалению, отсутствие достаточно полных данных по локальным флорам Анабаро-Оленекской и Хараулахской подпровинций не позволяет сделать окончательный вывод о положении ее восточной границы. Концентрация видов (почти циркумполярной (2), азиатской (5) и особенно среднесибирской (7) групп) в районе оз. Таймыр (по сути, все это горные флоры массива Бырранга) подтверждает предположение о возможности выделении крайне самобытной флоры гор и предгорий (главным образом южных) Бырранга, характеризующейся значительным сходством с флорой лежащих восточнее (Хараулах, кряж Чекановского) и южнее (плато Путорана и Анабарское) гор в особый флористический выдел неясного пока статуса (Поспелова, Поспелов, 2002). Наличие здесь узких эндемиков и гибридогенных видов позволяет предположить, что на этой территории имеют место процессы современного видообразования.

В **Чукотском секторе,** кроме четкого секторального, прослеживаются и несколько внутрисекторальных рубежей, что естественно для обширной горной территории, тесно связанной с североамериканским континентом. Наиболее резко выражена граница между материковой частью Чукотки и Чукотским п-овом — по распространению видов чукотско-американской (14), чукотско-американско-западноевразиатской (15), притихоокеанской (17), восточноазиатской (6), азиатской (5), почти циркумполярной (2), евразиатской (3) групп и евразиатской фракции (II). Несколько слабее — рубеж, отделяющий восточное, иногда восточное и южное побережье Чукотского п-ова (по чукотско-американской (14) и чукотско-американско-западноевразиатской (15) группам), иногда к этому выделу примыкает восточное побережье Южной Чукотки — по преимущественно американской (IV) и приокеанической (V) фракциям и амфиокеанической группе (16).

Еще один хорошо заметный рубеж прослеживается между западной и центральной частями Чукотки — по азиатской (5), евразиатской (3), восточноазиатской (6), чукотской (8), чукотско-американской (14) и чукотско-американско-западноевразиатской (15) группам, преимущественно американской (IV) фракции. При этом о-в Врангеля по разным фракциям и группам объединяется чаще всего с Центральной Чукоткой, но иногда и с Западной, или с Чукотским п-овом. Часть этих рубежей не нашла отражения в ботанико-географическом районировании Чукотки, а часть отражена на уровне флористических округов (Юрцев и др., 1979), но границы в ранге подпровинций большей частью (кроме границы Берингийской Чукотки) по распространению большинства долготных групп и фракций не прослеживаются.

Заключение

Проведенный нами анализ представленности различных долготных фракций и групп в трех секторах Арктики подтверждает различия между секторами (особенно между западными и восточным), выявляет специфику каждого из них, показывает наличие флористических рубежей в пределах нескольких секторов, которые пока не нашли отражения в системе районирования и ранг которых требует дополнительного исследования, в том числе и по другим показателям.

Использованная нами методика анализа нанесенных на картосхемы данных об участии в локальных флорах представителей всех долготных групп и фракций и отслеживания изменения их параметров на изучаемой территории оказалась эффективной для выявления степени неоднородности региональных флор, выявления градиентов флористических параметров и предварительного регистрирования флористических рубежей. Являясь менее трудоемким, чем часто используемый для флористического районирования анализ распространения по изучаемой территории отдельных таксонов и обнаружения сгущений границ их ареалов, наш метод, хотя полностью его не заменяет, может быть рекомендован для использования при флористическом районировании, особенно для больших по площади территорий (регионов).

Анализ параметров долготных групп и фракций показал, что распространение большинства групп и фракций подтверждает наличие флористического рубежа высокого ранга у Чукотского сектора, наличие рубежа между Ямало-Гыданским и Таймырским секторами, а также наличие территорий в пределах исследованных секторов, по которым проходят рубежи разной степени выраженности, что можно расценивать как основу для уточнения или пересмотра существующей схемы флористического районирования.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-49583).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреева С. М., Исаева Л. Л., Кинд Н. В., Никольская М. В. Оледенения, морские трансгрессии и климат в позднем плейстоцене и голоцене // Антропоген Таймыра. М., 1982. С. 157—165.

Арктическая флора СССР. Л., 1960—1987. Т. 1—10.

Зверев А. А. Сравнительный анализ флор с помощью компьютерной системы «IBIS» // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. СПб., 1978. С. 284—288.

Зверев А. А. Программно-информационное обеспечение исследований растительного покрова // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2007. 22 с.

Исаева Л. Л., Кинд Н. В. О противоречиях в интерпретации масштаба последнего позднеплейстоценового оледенения // Антропоген Таймыра. М., 1982. С. 165—168.

Малышев Л. И., Байков К. С., Доронькин В. М. Флористическое деление Азиатской России на основе количественных признаков // Krylovia. 2000. Т. 2. № 1. С. 3—16.

Петровский В. В. Сосудистые растения острова Врангеля (Аналитический обзор). Магадан, 1988. 37 с.

Поспелова Е. Б. Итоги изучения флоры сосудистых растений Таймыра // Доклады МОИП. М., 2005. Т. 36. С. 112—114.

Поспелова Е. Б. О гетерогенности флоры Таймырской провинции Арктической флористической области // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 12. С. 1836—1857.

Поспелова Е. Б., Поспелов И. Н. Особенности флоры сосудистых растений гор Бырранга, Таймыр // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 12. С. 1—16.

Ребристая О. В. Флора востока Большеземельской тундры. Л., 1977. 334 с.

Ребристая О. В., Творогов В. А., Хитун О. В. Флора Тазовского полуострова (север Западной Сибири) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 22—35.

Тихомиров Б. А., Петровский В. В., Юрцев Б. А. Флора окрестностей бухты Тикси (арктическая Якутия) // Растения Сибири и Дальнего Востока. М.; Л., 1966. С. 7—40.

Толмачев А. И. Флора центральной части Восточного Таймыра. Л., 1932. Ч. 1. 126 с. (Тр. Поляр. комис. АН СССР; вып. 8); Ч. 2. 75 с. (Тр. Поляр. комис. АН СССР; вып. 13).

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.

Флора Сибири (под ред. Л. И. Малышева и др.). Новосибирск, 1987—2003. Т. 1—14.

Флора российского Дальнего Востока. Алфавитные указатели к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Т. 1—8. (1985—1996). Владивосток, 2002. 180 с.

Шмидт В. М. Флора Архангельской области. СПб., 2005. 346 с.

Юрцев Б. А., Зверев А. А., Катенин А. Е. и др. Градиенты таксономических параметров локальных и региональных флор Азиатской Арктики (в сети пунктов мониторинга биоразнообразия) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 6. С. 1—28.

Юрцев Б. А., Зверев А. А., Катенин А. Е. и др. Пространственная структура видового разнообразия локальных и региональных флор Азиатской Арктики (по данным сети пунктов мониторинга биоразнообразия) // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 11. С. 1—39.

Юрцев Б. А., Катенин А. Е., Королева Т. М. и др. Опыт создания сети пунктов мониторинга биоразнообразия Азиатской Арктики на уровне локальных флор: зональные тренды // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 9. С. 1—27.

Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А. и др. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 5. Сообщ. 1. С. 111—122; Т. 84. Вып. 6. Сообщ. 2. С. 74—83.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.

Böcher T. W. Phytogeography of middle west Greenland // Medd. O. Grønl. 1963. Bd 148. N 3. S. 1—289.

Hultén E. Atlas över växternas utbredning i Norden. Stockholm, 1971. 531 S.

Hultén E., Fries M. Atlas of North European Vascular Plants, North of the Tropic of Cancer. In 3 v. Königstein, 1986. 1172 p.

Polunin N. The real Arctic: suggestion for its delimitation, subdivision and characterization // J. Ecol. 1951. Vol. 39. N 2. P. 308—315.

SUMMARY

Two-steps system of longitudinal geographical units (6 fractions and 18 groups) elaborated by the authors is described and analytical survey of the distribution of their representatives in the 3 sectors of the Asian Arctic is given. The suggested system lets to reveal the characteristic featured of each regional flora and follow the variation of the abundance (by number of species and by share) of each group and fraction throughout the territory of the sectors. These characteristics are used by the authors to confirm the entity or differentiation of the well-known units of floristic delimitation. Floristic boundaries coinciding with already known as well as different from them are revealed.

УДК 582.472.2 : 630*161.32(470.13)

© С. В. Загирова

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА *PINUS SIBIRICA* (*PINACEAE*) НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ

S. V. ZAGIROVA. QUANTITATIVE CHARACTERISTICS OF PHOTOSYNTHETIC APPARATUS OF *PINUS SIBIRICA* (*PINACEAE*) IN EUROPAEN NORTH-EAST

Институт биологии Коми научного центра УрО РАН
167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
E-mail: zagirova@ib.komisc.ru

Поступила 12.12.2005
Окончательный вариант получен 12.07.2007

Рассмотрена структурная организация побегов *Pinus sibirica* — кедра сибирского, произрастающего в еловых фитоценозах на территории Печоро-Илычского государственного биосферного заповедника. Выявлены количественные параметры морфоанатомической структуры хвои и ультраструктуры клеток мезофилла. Установлена зависимость параметров фотосинтетического аппарата от погодных условий, возраста дерева, положения побегов.

Ключевые слова: *Pinus sibirica*, структура хвои, зависимость от условий, Печоро-Илычский государственный биосферный заповедник.

Кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) является одной из ценных древесных пород на территории России. Общая площадь лесов с преобладанием кедра сибирского в Евразии составляет около 30 млн га (Некрасова, 1972). *Pinus sibirica* встречается на европейском Северо-Востоке в предгорных и горных районах Северного Урала между верхней Печорой и р. Илыч (Ланина, 1963; Непомилуева, 1974). Северная граница ареала кедра сибирского на данной территории проходит через среднее течение рек Косью и Б. Сыня, западная совпадает с западной границей Печоро-Илычского государственного биосферного заповедника, за пределами которого имеются его островные, групповые и одиночные местонахождения. Изучению биологических и экологических свойств *Pinus sibirica* в условиях Сибири, где он имеет важное хозяйственное значение и занимает огромные пространства, уделяют особое внимание. Было установлено, что формирование побегов этого вида определяется погодными условиями вегетационного периода (Некрасова, 1972) и типом их сексуализации (Минина, Ларионова, 1979; Воробьев и др., 1989). В условиях европейской таежной зоны процессы морфогенеза у *Pinus sibirica* в отличие от *Pinus sylvestris* и *Picea obovata* изучены слабо. Цель настоящей работы — характеристика структуры фотосинтетического аппарата *Pinus sibirica*, произрастающего в еловых фитоценозах европейского Северо-Востока.

Материал и методика

Материал был собран в период комплексных лесоэкологических экспедиций в 2002—2003 гг. Морфолого-анатомическое изучение побегов *Pinus sibirica* проводили в ельниках черничных, образованных с участием кедра сибирского, на территории Печоро-Илычского заповедника, в предгорном районе Северного Урала. Лесоводственно-таксационная характеристика древостоев в данных типах леса приведена в работе (Бобкова и др., 2005). По данным метеостанции Троицко-Печорского Коми республиканского центра по гидрометеорологии, апрель 2002 г. был сухим, практически без осадков, а в мае их выпало вдвое больше обычного. В течение всего вегетационного периода стояла прохладная погода. 2003 год характеризовался умеренно теплой погодой с достаточным количеством осадков в летний период, за исключением июля, когда их выпало всего 62 % от среднемноголетней нормы.

Для морфометрии отбирали по 10 побегов 1—4-го года на разной высоте кроны модельных деревьев, взятых на определение фитомассы. Характеристика этих деревьев представлена в табл. 1. Хвою для анатомических исследований фиксировали в 70%-м растворе этанола. Срезы готовили на вибрационном микротоме для мягких тканей (Скупченко, 1979). Морфометрию 20 срезов проводили под световым микроскопом с экраном-насадкой, используя точечную сетку с известным пошаговым расстоянием. Для электронно-микроскопических исследований кусочки хвои 2-го года жизни фиксировали в 2%-м растворе глутарового альдегида, приготовленном на фосфатном буфере с pH 7.4; для постфиксации использовали 1%-й раствор осмиевой кислоты. Срезы просматривали в электронном микроскопе «Tesla 500». Морфометрию срезов и расчет парциальных объемов проводили по методике В. Б. Скупченко (1990). В таблицах и на рисунках представлены среднеарифметические величины и их стандартные отклонения.

Результаты

Ауксибласты отобранных нами модельных деревьев в норме имели пятихвойные, изредка — шести- и семихвойные брахибласты. Начало активного опада хвои отмечено на 4-й год их жизни (рис. 1). Поэтому с этого возраста на побегах уменьшалось число пятихвойных и увеличивалось число трех- и четыреххвойных брахибластов. В целом в условиях предгорной зоны хвоя *Pinus sibirica* сохраняется на дереве до шести, а в некоторых случаях — до семи лет.

Согласно полученным данным, морфометрические параметры хвои, сформированной в разные годы, заметно различаются. Наиболее крупной была хвоя, образованная в 2000 г. Число брахибластов и хвои на ауксибласте было выше в 2001 и

ТАБЛИЦА 1

Характеристика модельных деревьев

Возраст, лет	Высота, м	Высота кроны, м	Диаметр ствола (см) на высоте 1.3 м
180	22	12	32
160	18	9	26
140	13	12	16
100	6	4	7

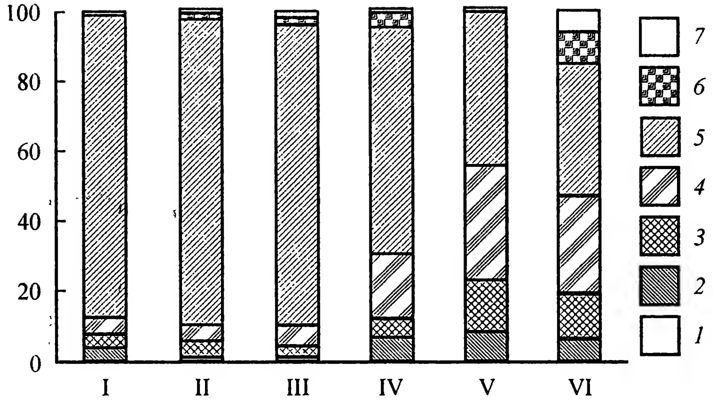


Рис. 1. Встречаемость брахибластов (%) с разным числом хвои на ауксибластах *Pinus sibirica*.

I—VI — возраст (в годах) удлиненного побега, *1—7* — число хвои в брахибласте. По оси абсцисс: I—VI — возраст удлиненного побега, годы; *1—7* — число хвои в брахибласте; по оси ординат — встречаемость, %.

2002 гг. (табл. 2). В целом у модельных деревьев число хвои тесно связано с длиной ауксибласта (r = 0.8—0.9). Чтобы выявить зависимость морфометрических параметров побегов от погодных условий в конкретный месяц вегетационного периода, мы использовали метод парной корреляции. В результате выявлено, что длина хвои кедра зависит от среднемесячных температур воздуха текущего и предыдуще-

ТАБЛИЦА 2

Морфометрические параметры вегетативных побегов разного возраста у *Pinus sibirica*

Год формирования	Часть кроны		
	верхняя	средняя	нижняя
	Длина осевой части побега, мм		
2003	21 ± 4	10 ± 3	14 ± 6
2002	36 ± 4	15 ± 4	22 ± 9
2001	38 ± 8	17 ± 3	23 ± 9
2000	30 ± 7	13 ± 5	14 ± 5
	Число брахибластов на побеге, шт.		
2003	21 ± 2	10 ± 3	13 ± 3
2002	30 ± 4	15 ± 2	16 ± 4
2001	28 ± 6	16 ± 2	15 ± 3
2000	24 ± 6	14 ± 6	11 ± 3
	Длина 1 хвои, мм		
2003	70 ± 8	73 ± 8	74 ± 6
2002	82 ± 11	90 ± 9	93 ± 6
2001	90 ± 5	92 ± 10	101 ± 8
2000	101 ± 8	102 ± 12	105 ± 10
	Масса сухая 100 шт. хвои, г		
2003	1.3 ± 0.1	0.8 ± 0.1	0.9 ± 0.1
2002	2.5 ± 0.2	1.7 ± 0.2	1.4 ± 0.1
2001	3.2 ± 0.2	2.1 ± 0.4	1.9 ± 0.2
2000	3.3 ± 0.3	2.5 ± 0.3	1.9 ± 0.3

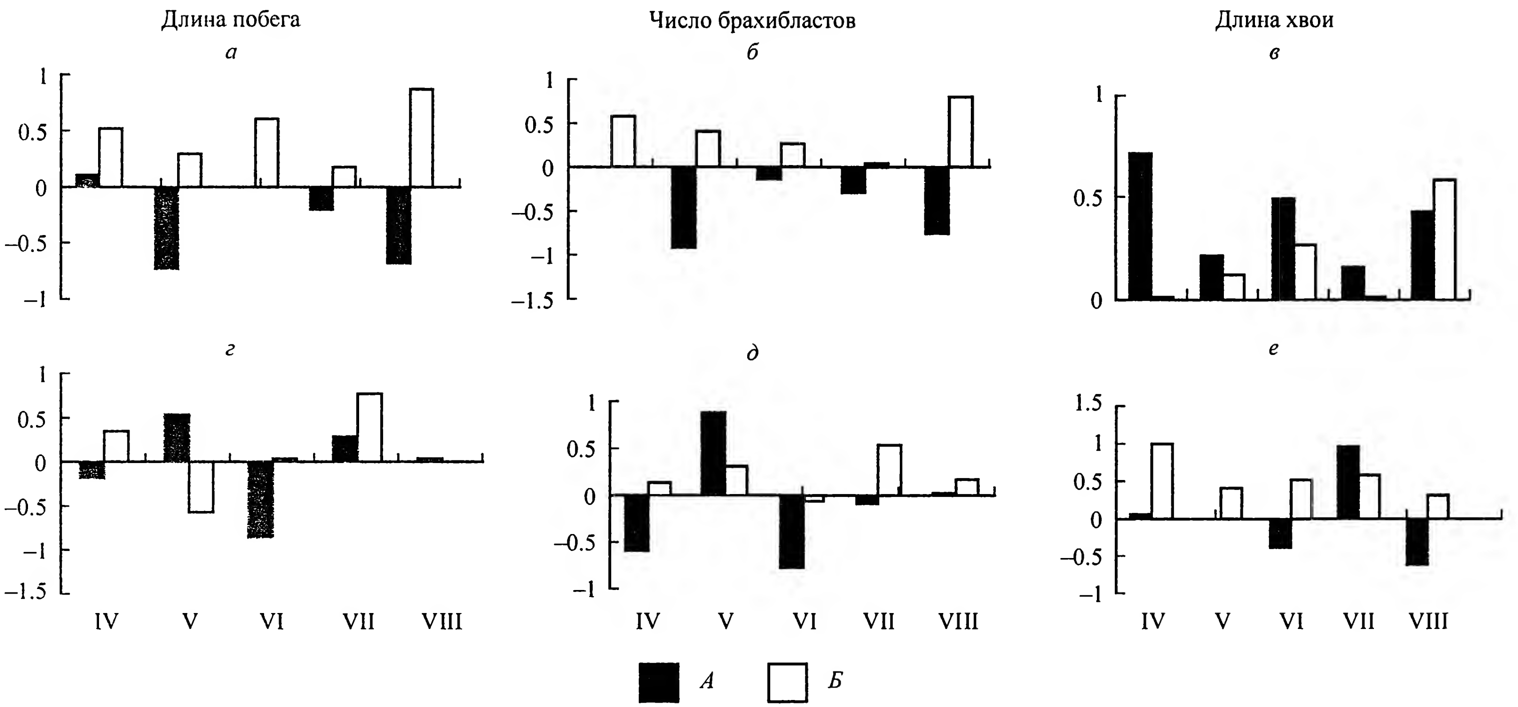


Рис. 2. Зависимость длины ауксибласта, числа брахибластов и длины хвои *Pinus sibirica* от среднемесячных температур (*а*—*в*) и суммы осадков (*г*—*д*) текущего (*А*) и предыдущего (*Б*) годов.

По оси абсцисс: IV—VIII — месяцы; по оси ординат — значения коэффициента аппроксимации R^2.

ТАБЛИЦА 3

Количественные параметры вегетативных побегов 2-го года у деревьев *Pinus sibirica* возраста в верхней части кроны

Возраст, лет	Длина осевой части побега, мм	Число, шт.			Длина хвои, мм	Сухая масса 100 шт. хвои, г
		брахибластов	хвои	хвои на 1 см длины побега		
180	36.3 ± 2.9	30 ± 4	150 ± 13	41 ± 3	81.9 ± 8.0	2.5 ± 0.1
140	30.9 ± 4.7	19 ± 3	93 ± 12	31 ± 3	85.9 ± 1.9	1.5 ± 0.1
100	29.2 ± 6.7	15 ± 4	72 ± 13	26 ± 5	97.3 ± 3.3	1.9 ± 0.2
Подрост ($h < 1$ м)	16.7 ± 3.6	8 ± 3	38 ± 11	23 ± 5	79.3 ± 6.3	0.9 ± 0.1

го годов, а число брахибластов на удлиненном побеге и длина самого побега определяются прежде всего температурой воздуха в предыдущий вегетационный период (рис. 2). Зависимость морфометрических параметров побегов от суммы осадков выражена слабее.

Выявлено варьирование морфометрических параметров удлиненных побегов у деревьев разного возраста. С увеличением возраста от 100 до 180 лет у кедра сибирского отмечено увеличение длины побегов, общего числа брахибластов, средней длины и массы 100 шт. хвои (табл. 3). Эта же закономерность прослеживалась при сравнении количественных параметров подроста и спелых деревьев. У 180-летнего дерева число брахибластов и хвои на побеге в 2—3 раза больше, чем у подроста.

Морфоструктура побегов зависела от их расположения в кроне. У деревьев *Pinus sibirica* от основания к вершине кроны устойчиво возрастали длина побегов, число брахибластов и общее число хвои на побеге (табл. 2). Так, длина побегов в 1.5, а число брахибластов и хвои в 2 раза больше в верхней части кроны, чем в нижней. При этом охвоенность побегов имела сходные значения по всей высоте кроны. Длина хвои несколько увеличивалась от вершины к основанию кроны, а ее масса имела обратный градиент, т. е. в верхней части кроны наблюдалась более короткая и толстая хвоя.

Хвоя у *Pinus sibirica* трехгранная. Устьица формируются лишь на двух ее сторонах и по своей морфологии сходны с устьицами *Pinus sylvestris*. Их число достигает в верхней части кроны 950, а в нижней — 1030 шт. на 1 см дл. хвои. Абсолютные значения количественных параметров анатомической структуры хвои кедра зависят от размеров хвои (табл. 4). От основания к верхней части кроны увеличивается толщина хвои и соответственно возрастают площади сечений покровных

ТАБЛИЦА 4

Площадь основных тканей (мм^2) на поперечном сечении хвои у 180-летнего дерева и подроста *Pinus sibirica*

Возраст, лет	Площадь поперечного сечения хвои	Эпидерма + гиподерма	Проводящий цилиндр	Мезофилл	Смоляные каналы
19—21	0.67 ± 0.02	0.11 ± 0.01	0.12 ± 0.01	0.40 ± 0.02	0.04 ± 0.01
13—15	0.56 ± 0.04	0.09 ± 0.01	0.10 ± 0.01	0.33 ± 0.03	0.04 ± 0.01
9—11	0.55 ± 0.05	0.08 ± 0.01	0.10 ± 0.01	0.33 ± 0.01	0.04 ± 0.01
Подрост ($h < 1$ м)	0.46 ± 0.04	0.08 ± 0.01	0.08 ± 0.01	0.27 ± 0.03	0.04 ± 0.01

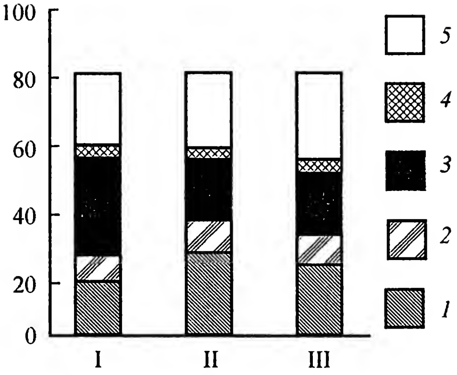


Рис. 3. Парциальный объем структурных компонентов мезофилла *Pinus sibirica*: *1* — межклетник, *2* — клеточная оболочка, *3* — гиалоплазма, *4* — ядро, *5* — вакуоль.

По оси абсцисс: I — верхняя, II — средняя, III — нижняя части кроны; по оси ординат: парциальный объем, %.

тканей, мезофилла, проводящего цилиндра и смоляных каналов. Однако парциальные объемы тканей в хвое при этом меняются незначительно.

У хвои из разных участков кроны не выявлены различия в размерах клеток мезофилла, однако установлено варьирование парциальных объемов клеточных компонентов. В верхней части кроны клетки мезофилла отличались более высокой величиной парциального объема гиалоплазмы (рис. 3). Эта же закономерность выявляется при сравнении количественных параметров хвои средневозрастного дерева и подроста. Выявлены различия по числу хлоропластов в клетках мезофилла хвои верхней, средней и нижней частей кроны (табл. 5). *Pinus sibirica* отличается по количественным характеристикам клеток

ТАБЛИЦА 5

Количественные параметры хлоропластов и митохондрий в мезофилле двулетней хвои *Pinus sibirica*

Показатель	Часть кроны		
	верхняя	средняя	нижняя
Хлоропласты			
Число на срез клетки	27 ± 6	26 ± 7	20 ± 4
Площидь среза клетки без крахмала, мкм^2	6.7 ± 1.9	5.9 ± 0.8	4.4 ± 1.1
Число гран на срез	27 ± 7	26 ± 6	25 ± 6
Число тилакоидов в гране	6 ± 3	6 ± 3	8 ± 4
Митохондрии			
Число на срез клетки	36 ± 8	33 ± 5	27 ± 3
Диаметр, мкм	0.7 ± 0.1	0.7 ± 0.1	0.5 ± 0.1

ТАБЛИЦА 6

Морфометрические параметры хлоропластов и митохондрий в клетках мезофилла хвойных растений

Параметр	*Pinus sibirica*	*Picea obovata**	*Abies sibirica**
Число хлоропластов на срез клетки	26 ± 7	15 ± 4	16 ± 1
Площадь среза хлоропластов, мкм^2	6.1 ± 2.0	8.5 ± 1.1	10.8 ± 1.3
Число гран на срез хлоропласта	26 ± 6	22 ± 5	26 ± 3
Число тилакоидов в гране	6 ± 2	7 ± 2	6 ± 1
Число митохондрий на срез клетки	33 ± 9	21 ± 4	17 ± 2
Диаметр митохондрий, мкм	0.7 ± 0.1	0.6 ± 0.2	1.0 ± 0.3

Примечание. * — по: С. В. Загирова, 2004.

и клеточных органелл от других видов хвойных растений еловых сообществ, описанных нами ранее (Загирова, 2004). Клетки мезофилла у кедра сибирского содержат больше хлоропластов и митохондрий, однако эти органеллы мельче, чем у ели и пихт (табл. 6). Эти виды не различаются по сумме тилакоидов в гранах на срез пластиды.

Обсуждение

Хвойные относятся к группе растений, у которых побег будущего года формируется в почках возобновления до периода зимнего покоя. Морфогенез побегов у древесных растений представляет собой последовательность этапов возникновения в конусе нарастания почки отчленений меристемы для новой системы органов, отличающихся морфологически и функционально от органов предшествующего и последующего этапов. У древесных растений этапы морфогенеза занимают длительный период. У *Pinus sibirica* морфогенез почек длится 12 мес (Минина, 1971). Для рода *Pinus* характерно формирование удлиненных (ауксибластов) и укороченных (брахибластов) побегов. В целом у хвойных выделяют 4 типа побегов: ростовые или вегетативные, женские, мужские и обоеполые (Минина, Ларионова, 1979). По наблюдениям Т. П. Некрасовой (1972), в условиях Сибири погода в период заложения зачатков определяет их число на побеге, а в период растяжения — окончательную длину побега. При этом у *Pinus sibirica* хвоя растет нижней частью, длина растущей зоны не превышает длину чешуек, окутывающих пучок хвои. Рост хвои заканчивается в середине июля, одновременно с ростом побегов. Интенсивный рост побегов отмечен в первой половине мая до пыления мужских стробилов, а его конец — в первой половине июля. Наибольшей энергией роста отличаются женские побеги, затем ростовые, наименьшей — мужские. У *Pinus sibirica*, произрастающего на территории европейского Северо-Востока, сроки прохождения основных этапов морфогенеза не описаны. Однако известно, что у ели сибирской и сосны обыкновенной в условиях средней тайги первые элементы новой почки начинают закладываться в июле (Артемов, 1976; Скупченко, 1985). Лимитирующим фактором роста вегетативных органов хвойных деревьев на севере Европы является температура. В условиях таежной зоны установлена тесная связь величины линейного прироста побегов сосны обыкновенной со среднесуточной температурой вегетационного периода (Патов, 1985).

Согласно нашим данным, в условиях предгорной зоны Северного Урала морфометрические параметры побегов *Pinus sibirica* заметно различались по годам. Наиболее благоприятным годом для роста хвои был 2000 год. В этом же году произошло заложение повышенного числа метамеров эмбриональных побегов в почке, поэтому на следующий год наблюдали увеличение длины годичного побега и числа брахибластов. Нами выявлена различная степень зависимости основных морфометрических параметров побегов кедра от температуры воздуха и суммы осадков текущего и предыдущего вегетационного периодов. Побег является структурной и функциональной единицей, формирование которой связано с физиологическим состоянием дерева в целом. Известно, что двулетняя хвоя является основным донором фотоассимилятов для роста годичных побегов (Юшков, 1965; Козина, 1995). С ростовой активностью хвои текущего года связано изменение соотношения фракций углеводов в хвое старшего возраста (Робакидзе, 2003). Однако по достижении 50 % конечной длины растущая хвоя сосны обыкновенной сама становится экспортером ассимилятов (Kovalev, Malkina, 1985). По всей видимости, эти вещества транспортируются в первую очередь к апикальной меристеме растущего побега, где во второй половине вегетационного периода наблюдается активное деление клеток и образование новых эмбриональных структур. Таким образом, погодные условия могут оказывать влияние на число зачатков будущей хвои в почках через метаболические пулы, которые создаются в однолетних побегах. Именно этим можно объяснить наблюдаемое увеличение числа брахибластов и длины ауксибластов на следующий год после вегетационного периода, который отличался благоприятными температурными условиями для роста и функционирования однолетней хвои.

Известно, что у хвойных растений некоторые морфологические параметры побегов зависят от возраста дерева и расположения в кроне. В условиях Горного Алтая у 80—100-летнего *Pinus sibirica* размеры хвои в 1.5 раза больше, чем у 10—15-летнего подроста (Бендер, 2003). Нами также выявлено закономерное увеличение длины осевой части побегов, числа брахибластов, количества хвои на побеге и ее массы с увеличением возраста дерева и с продвижением вверх по кроне, что может быть связано в первую очередь с улучшением условий освещенности. Однако при этом длина хвои постепенно снижалась. Варьирование морфометрических параметров побегов в пределах кроны некоторые авторы связывают с условиями для пролиферации клеток меристем. Поэтому рост побегов у хвойных деревьев в верхней части дерева в течение вегетации продолжается, как правило, заметно дольше, чем в нижней (Кищенко, 1983; Патов, 1985).

Чтобы оценить эндогенную изменчивость морфометрических параметров побегов, мы использовали шкалу внутривидовой изменчивости древесных растений С. А. Мамаева (1972). В результате оказалось, что у кедра в возрасте 180 лет в пределах кроны длин хвои может быть охарактеризована как наиболее стабильный морфометрический показатель (С = 8.2). Среднюю степень вариабельности имела масса 100 шт. хвои (С = 19.1). Самые высокие коэффициенты изменчивости выявлены для таких морфологических параметров, как длина побега (С = 36.6) и число хвои на побеге (С = 29.7), что подтверждает предположение о повышенной чувствительности процессов заложения и внутрипочечного развития эмбриональных побегов к действию внутренних и внешних факторов.

При всем многообразии форм и размеров ассимиляционный аппарат хвойных имеет сходную схему анатомического строения (Нестерович и др., 1986). В то же время количественные параметры анатомической структуры листового аппарата зависят от положения побега в кроне, воздействию факторов среды. Ранее В. Б. Скупченко и Н. В. Ладановой (1984) было установлено, что у ели сибирской от основания к вершине кроны возрастают размеры хвои, число устьиц, размеры клеток мезофилла. Согласно нашим данным (Загирова, 1997), у сосны обыкновенной в верхней части кроны хвоя более крупная и имеет большие величины площади сечения тканей на поперечных срезах, однако она не различается по форме срезов, числу устьиц, толщине покровных тканей и размерам клеток мезофилла от хвои из нижних участков кроны. Такая же закономерность наблюдается у *Pinus sibirica*, что может быть связано с меньшей протяженностью кроны у данных видов по сравнению с елью и пихтой.

Структура ассимиляционного аппарата растений отражает экологические особенности вида. В частности, клетки мезофилла светолюбивых видов более мелкие и характеризуются более многочисленными хлоропластами, низким числом ламеллярных структур в них, чем у теневыносливых растений (Lichtenthaler, Meier, 1984; Горышина, 1989). По происхождению *Pinus sibirica* относится к горным породам, однако в настоящее время он занимает как горные, так и обширные равнинные тер-

ТАБЛИЦА 7

Морфометрические параметры ассимилирующих органов в средней части кроны *Pinus sibirica* в разных географических точках

Параметр	Субальпийский пояс Горного Алтая*	Предгорный район Северного Урала
Длина хвои, мм	88 ± 1	82 ± 8
Площадь		
поперечного среза хвои, мм^2	0.75 ± 0.05	0.67 ± 0.02
среза клетки мезофилла, мкм^2	1586 ± 30	1560 ± 40
Число		
хлоропластов на срез клетки	24 ± 2	26 ± 7
гран на срез хлоропласта	22 ± 2	27 ± 7
пластоглобул на срез хлоропласта	24 ± 2	28 ± 10
митохондрий на срез клетки	75 ± 10	33 ± 8
Диаметр среза митохондрии, мкм	0.91 ± 0.03	0.66 ± 0.12

Примечание. * — по: О. Г. Бендер, 2003.

ритории и считается морозоустойчивой континентальной, относительно влаголюбивой породой (Крылов и др., 1983). По требовательности к свету кедр относится к теневыносливым видам, хотя является более светолюбивым, чем ель сибирская и пихта сибирская (Мелехов, 1980). С этой характеристикой согласуются полученные нами количественные параметры ультраструктуры клеток мезофилла и клеточных органелл. Число хлоропластов и митохондрий на срез клетки мезофилла *Pinus sibirica* выше, а их размер ниже, чем у ели и пихты. По сумме тилакоидов на срез хлоропласта эти виды не различаются.

Если сравнить наши результаты с имеющимися в литературе данными по структуре фотосинтетического аппарата спелых деревьев кедра, то прослеживается большое сходство по ряду морфологических признаков побегов и в ультраструктуре клеток мезофилла хвои в географически удаленных районах исследований (табл. 7). Исключение составляют число митохондрий и их размеры, что, возможно, связано с разным высотным расположением модельных деревьев. На основании сравнительного анализа имеющихся данных о структуре фотосинтетического аппарата можно сделать вывод о том, что природные условия на территории Печоро-Илычского заповедника соответствуют экологическим характеристикам кедра сибирского. И это подтверждает мнение других авторов о том, что западная граница его распространения не лимитируется климатом (Крылов и др., 1983). Структурная организация фотосинтезирующих органов может обеспечивать его успешный рост в более западных районах Европейской России, где его выращивают в культурах.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России» за 2005 г.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артемов В. А. Морфогенез побегов *Pinaceae* // Науч. докл. Коми фил. АН СССР. Сыктывкар, 1976. Вып. 24. 56 с.

Бендер О. Г. Морфоанатомические и ультраструктурные характеристики хвои сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) в Горном Алтае: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2003. 20 с.

Бобкова К. С., Галенко Э. П., Загирова С. В. и др. Коренные еловые леса предгорного ландшафтного района Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар, 2005. Вып. 14. С. 19—24.

Воробьев В. Н., Воробьева Н. А., Горошкевич С. Н. Рост и пол кедра сибирского. Новосибирск, 1989. 167 с.

Горышина Т. К. Фотосинтетический аппарат растений и условий среды. Л., 1989. 204 с.

Загирова С. В. Анатомическая структура однолетних побегов сосны обыкновенной в разных частях кроны // Лесоведение. 1997. № 1. С. 69—76.

Загирова С. В. Структурно-функциональная организация фотосинтетического аппарата хвойных растений елового фитоценоза // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 11. С. 1795—1805.

Кищенко И. Т. Сезонный рост побегов и хвои сосны в разных частях кроны // Лесоведение. 1983. № 3. С. 27—32.

Козина Л. В. Метаболизм фотоассимилятов и передвижение веществ у хвойных. Владивосток, 1995. 126 с.

Крылов Г. В., Таланцев Н. К., Козакова Н. Ф. Кедр. М., 1983. 216 с.

Ланина Л. Б. Сибирский кедр в Печоро-Илычском заповеднике // Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника. 1963. С. 89—219.

Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., 1972. 283 с.

Мелехов И. С. Лесоведение. М., 1980. 408 с.

Минина Е. Г. О морфогенезе кедра сибирского // Лесоведение. 1971. № 4. С. 27—36.

Минина Е. Г., Ларионова Н. А. Морфогенез и проявление пола у хвойных. М., 1979. 216 с.

Некрасова Т. П. Биологические основы семеношения кедра сибирского. Новосибирск, 1972. 273 с.

Непомилуева Н. И. Кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) на европейском Северо-Востоке СССР. Л., 1974. 185 с.

Нестерович Н. Д., Дерюгина Т. Ф., Лучков А. И. Структурные особенности листьев хвойных. Минск, 1986. 143 с.

Патов А. И. Сезонная динамика роста надземных органов сосны и ели // Комплексные биогеоценологические исследования хвойных лесов европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 1985. С. 15—25.

Робакидзе Е. А. Накопление углеводов в разновозрастной хвое ели сибирской // Физиология растений. 2003. Т. 50. № 4. С. 573—580.

Скупченко В. Б. Вибрационная микротомия мягких тканей. Нов. науч. методики // Коми фил. АН СССР. Сыктывкар, 1979. Вып. 2. 56 с.

Скупченко В. Б., Ладанова Н. В. Структура однолетней хвои в кроне *Picea obovata* (*Pinaceae*) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 7. С. 899—904.

Скупченко В. Б. Органогенез вегетативных и репродуктивных структур ели. Л., 1985. 80 с.

Скупченко В. Б. Морфометрия на экране электронного микроскопа // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1463—1467.

Юшков П. И. Распределение продуктов фотосинтеза в сосне // Экология и физиология древесных растений. Свердловск, 1965. Вып. 43. С. 17—43.

Kovalev A., Malkina I. Development of growth and photosynthetic patterns in pine needles // Photosynthetica. 1985. Vol. 19. N 4. P. 536—541.

Lichtenthaler H. R., Meier D. Regulation of chloroplast photomorphogenesis by light intensity and light quality // Chloroplast biogenesis. London: Cambridge Univ. Press. 1984. P. 261—281.

SUMMARY

The article deals with the structural organization of the leaf apparatus of *Pinus sibirica* occurring in spruce phytocoenoses in the Pechora-Ilych Reserve. Quantitative parameters of the morphological and anatomical needle structure, and of the mesophyll cells ultrastructure are revealed. The dependence of the parameters of the photosynthetic apparatus on weather, tree age, position of shoots in a crown is established.

УДК 581.561

© **Н. С. Снигиревская**

К НОМЕНКЛАТУРЕ ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ

N. S. SNIGIREVSKAYA. TO THE NOMENCLATURE OF FOSSIL PLANTS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: natsnig@mail.ru
Поступила 31.05.2007

Статья посвящена некоторым вопросам номенклатуры ископаемых растений и критике термина «морфотаксон», как неправомерной альтернативы таксону в линнеевской систематике, основанной на приоритетной морфологической концепции вида. Обсуждаются понятия морфотаксон, органород и формород в Международном кодексе ботанической номенклатуры. Представляется необходимым исключить термин морфотаксон из Кодекса и рассматривать его как безранговый термин свободного пользования.

Ключевые слова: линнеевская систематика, морфологическая концепция вида, номенклатура, ископаемые растения, органород, формород, морфотаксон.

Как известно, в Международном кодексе ботанической номенклатуры (МКБН) научные «названия даются таксономическим группам не для того, чтобы показать их признаки или историю, а чтобы иметь возможность ссылаться на эти группы и указывать их таксономический ранг... Правила и советы применяются ко всем растениям, как современным, так и ископаемым» (Международный кодекс.., 1974; Преамбула, 15). Объединение ныне живущих растений и их фоссилизированных сородичей в одном своде законов их научного наименования обеспечивает реальную связь достигнутых к настоящему времени представлений о разнообразии современного растительного мира Земли и путях его становления.

Однако в 1935 г. на VI Международном ботаническом конгрессе (МБК) в Амстердаме была выдвинута идея номенклатурного разделения в Кодексе современных и ископаемых растений. Она не была утверждена Конгрессом, но ее проект был опубликован в Международных правилах (1949) в виде «Приложения I. Правила для определения типов» и предложен на рассмотрение Исполнительного комитета и Секции палеоботаники. Для того чтобы понять эволюцию взглядов на таксоны ископаемых растений, предлагаю в русском переводе текст некоторых пунктов проекта с дополнениями Секции, касающийся ископаемых растений: «Признавать как систематические группы роды, установленные по отдельному органу, и искусственные или формальные роды... Тип названия рода по органу есть первый описанный вид, выявляющий признаки, необходимые, чтобы отличать этот род от других групп... При описании новых видов необходимо упомянуть о том, какой экземпляр рассматривается как тип. После 1 января 1936 г. описание нового вида является действительным лишь при условии, что тип специально указан. Желательно указывать, в каком музее или в какой коллекции находится тип» (Международные правила.., 1949 : 52). В сноске редактора отмечено, что «официальных постановлений по этому вопросу Конгрессом сделано не было» (там же).

На последующих VII и VIII МБК в 1950 г. в Стокгольме и в 1954 г. в Париже соответственно концепция выделения специальных таксонов ископаемых растений получила дальнейшее развитие. Органороды (organo-genera, лат.) и формороды (forma-genera, лат.) были введены в МКБН. На VIII МБК в его тексте (Международный кодекс.., 1959 : 64) было записано: «Так как названия видов и, следовательно, многих вышестоящих таксонов ископаемых растений обычно бывают основаны на экземплярах обособленных органов, и так как связь между этими органами только редко может быть доказана, различают „роды по органам" (organo-genera) и формальные роды (forma-genera) как таксоны, в пределах которых могут признаваться виды». В примечании отмечено, что forma-genus был в 1828 г. введен Ad. Brongniart как особая морфологическая категория. Далее были даны новые определения выделенных таксонов: «род по органам — это род, отличительные признаки которого взяты от отдельных органов одной и той же морфологической категории или же от ограниченных групп органов, соединенных вместе. Формальный род — это род, сохраняемый для классификации таких ископаемых экземпляров, которым не достает отличительных признаков, показывающих естественное сродство, но которым нужно, по практическим соображениям, присвоить бинарные названия. Формальные роды искусственны в различной степени» (там же). В русских публикациях можно встретить следующие написания: «орган-род», «род по органу», «форм-род», «форма-род» и «род по форме». Принятые в настоящей статье версии их написания — органород и формород — предложены А. В. Хвалем (устн. сообщ.). В МКБН XI конгресса (Международный кодекс.., 1974 : 17) акцент в понимании этих терминов сместился в сторону их таксономического статуса: «organo-genus — это род, который можно отнести к какому-либо семейству; forma-genus — это род, который невозможно отнести к какому-либо семейству, но который может быть отнесен к таксону более высокого ранга». В таком понимании оба термина были представлены на заседании Номенклатурной секции в рамках XII МБК в Ленинграде.

Целесообразность использования для названия таксонов ископаемых растений терминов органород или формород вместо привычного и понятного термина «род» была постоянным предметом горячих дискуссий на международных конгрессах. Подробно об их истории писал K. Faegri (1963). Этих дискуссий могло бы не быть, если бы эти термины предлагались как описательные и не включались бы в свод законов, где и род, и форма уже фигурировали среди основных категорий в систематике растений. Неудачным было противопоставление органорода формороду. Пыльца и споры, которые наиболее часто стали относить к формородам (Ошуркова, 2003), являются так же, как листья, стробилы или цветки, органами растений. При этом часто внутри мега- и микроспор наблюдается хорошо развитый гаметофит с гаметангиями. Таким образом, по содержанию «формород» фактически был идентичным «органороду», а часто и более сложным образованием, где один орган заключает в себе другой, растущий орган. Смирившись с неизбежностью подчиниться нововведениям Кодекса, большинство исследователей палеозойских и мезозойских растений обычно лишь однажды во введении к публикациям упоминали о принадлежности изучаемых ими фитофоссилий к одному из этих «родов».

Со временем их содержание и роль стали не вполне понятными (Lanjouw, 1952; Faegri, 1963). С. В. Мейен писал, что они «оказались нежизненными в практической работе, и, по-видимому, ненужными (Мейен, 1970 : 7)». Термин органород был упразднен в 1975 г. XII МБК в Ленинграде при активном участии А. Л. Тахтаджяна, К. Фегри (K. Faegri), Ф. А. Стафлё (F. A. Stafleu), С. В. Мейена, С. Г. Жилина, В. А. Красилова, А. Траверса (A. Traverse) и автора настоящей статьи (International code.., 1978; Международный кодекс.., 1980). Однако в проекте Биокодекса (1997) «органо-таксон» упоминается наряду с «формальным» родом. История последнего завершилась на XVI МБК, в утвержденном им МКБН формород уже отсутствует (см. статьи 1.2 и 11.1, Международный кодекс.., 2001). Как отмечала J. Skog (1999) в Отчете о работе Комитета по ископаемым растениям Сент-Луисского конгресса, «form-genus» (англ.) в Кодексе был упразднен.

Следует отметить важное обстоятельство, связанное с историей выделения органорода и форморода. Дискуссия по поводу их введения в МКБН фактически распространила его действие на все ископаемые растения. Для дисперсных спор и пыльцы R. Potonie была предложена так называемая «морфографическая» система таксонов высшего ранга (Potonie, 1952; Potonie, Kremp, 1954; Потонье, 1959), по ошибке часто именуемая в русской литературе «формальной». Многие виды, описанные по спорам и пыльце, в действительности вполне могут быть отнесены к родам и даже видам современных растений, а другие — к хорошо известным фоссилизированным растениям, относящимся к семействам и порядкам в традиционных филогенетических системах. Соответственно эти формороды, описанные по спорам и пыльце, могли бы рассматриваться в рамках тех же таксонов, что и органороды. Р. Потонье (1959 : 106) отмечал: «Морфография (применительно к изучению рассеянных спор — спорография) — это описание и классификация рассеянных спор по их внешним признакам, без установления генетических связей наблюдаемых объектов. Морфографическая система является основой для морфологических исследований. Применяя ее, мы имеем возможность производить сравнение рассеянных спор со спорами in situ и соответственно включать некоторые виды их в морфологическую систему растений». Весьма актуальным для того времени было признание Потонье (1959) необходимости следовать правилам приоритета и типификации для родов и видов дисперсных спор и пыльцы. На Номенклатурной секции Сент-Луисского конгресса A. Traverse (Greuter et al., 2000) сообщил, что из 30 000 описанных видов спор и пыльцы не более 5000, однако, сопровождаются изображением типов, которые достоверно сохранились в препаратах. По его мнению, настало время, когда выделение лектотипов является первоочередной задачей палеопалинологов. Как неоднократно (устно) отмечал в свое время А. А. Яценко-Хмелевский, сходная картина наблюдается и с наименованием таксонов, выделенных на основании ископаемых древесин.

Концепция «морфотаксона»

Дальнейшим развитием идеи «номенклатурного» вычленения в МКБН названий таксонов ископаемых растений явилась концепция «морфотаксона», утвержденная на Сент-Луисском конгрессе и поддержанная Венским конгрессом в 2006 г. (Международный кодекс.., 2001; Inernational code.., 2006). Однако за 8 лет со времени опубликования идея «морфотаксона» не получила достаточно широкого и осмысленного применения в палеоботанических работах. Большинством палеоботаников она была просто не замечена. Однако издатели многих журналов, в том числе международных (Taxon, Rev. Paleobot. et Palynol. и др.), глубоко доверяя Кодексу и не всегда задумываясь над новой редакцией текста, не имеющего непосредственного отношения к их научным интересам, вынуждены в процессе опубликования требовать от палеоботаников следовать его правилам в номенклатурном оформлении новых таксонов, основанных на фитофоссилиях.

Ниже (International code.., 2000, 2006) приводятся две версии понятия «морфотаксон» (отдельные слова выделены мной). Первая — в «Предисловии» к Сент-Луисскому кодексу (Международный кодекс.., 2001 : 16, пер. с англ. Т. В. Егоровой): «В номенклатурных целях теперь **считается**, что ботанические ископаемые **принадлежат** прежде всего к **морфотаксонам**: это таксоны определенного ранга, которые включают в себя только отдельные части, стадии жизненного цикла или типы сохранения растений, но не целый организм». Другая — в обоих изданиях МКБН в тексте «Части 2. Правила и советы» (International code.., 2000 : 28; 2006 : 11): «**Ископаемые таксоны могут рассматриваться как морфотаксоны.** Морфотаксон — это ископаемый таксон, который в номенклатурных целях включает в себя только те части растения, стадии жизненного цикла или типы сохранения, которые представлены соответствующим **номенклатурным типом**» (там же, с. 28, статья 1.2). То же на английском языке: «Fossil taxa **may be treated as morphotaxa**. A morphotaxon is defined as a fossil taxon which, for nomenclatural purposes, comprises only the parts, life-history stories, or preservational states represented by the corresponding nomenclatural type».

Из текстов Сент-Луисского кодекса было не вполне понятно, «**принадлежат**» или «**могут рассматриваться**»? Очевидно, различные авторы вышеупомянутых текстов несколько по-разному относятся к понятию «морфотаксон». Однако в тексте Венского кодекса (International code.., 2006 : 11) к ст. 1.2 было опубликовано примечание: «**Note 1.** Any fossil taxon that is described as including more than one part, life history stage, or preservational state is not a morphotaxon». (Примечание № 1 в переводе с англ.: «Любой **ископаемый таксон**, который, согласно описанию, включает более, чем одну, частей, стадий или состояний сохранности, не является морфотаксоном»). Совершенно очевидно, что имеется противоречие между основным определением морфотаксона и текстом этого примечания. Было бы важно принять во внимание опыт палеоботаников, которым хорошо известна вариабельность в стадиях сохранения одной и той же фоссилии. Обычным является, например, сочетание отпечатка листа, семени или побега с лигнифицированными, углефицированными, карбонатными и другими фитолеймами, представляющими непосредственно эти органы. Фрагмент побега или одна спора, с точки зрения непрофессионала, представляют каждый одну часть (part) или одну фазу жизненного цикла (life history stage). В действительности даже спора заключает в себе разные стадии развития растения. Подробнее об этом упоминалось выше. Что касается фоссилий, независимо от их форм сохранения, фазы или фаз жизненного цикла, или принадлежности к одному или нескольким органам, с 1969 г. (Международный кодекс.., 1974) необходимым условием их действительного обнародования было выделение номенклатурных типов, чему следовало огромное большинство палеоботаников. В связи с этим вызывает удивление обсуждение этого вопроса в МКБН последних двух конгрессов.

Следует отметить, что в тексте такого важного в смысле ботанического законодательства документа как МКБН, правильнее было бы избегать словосочетания «**ископаемые таксоны**», так как ископаемыми являются сами растения, а не таксоны. Хотя в конце Преамбулы в подстрочном примечании (Международный кодекс.., 2001 : 26) отмечено: «В настоящем Кодексе термин „ископаемый” (fossil) применяется к таксону, если его название основано на ископаемом типе, а термин „неископаемый” (nonfossil) — на неископаемом типе (см. ст. 13.3)».

Как отмечено в «Предисловии» к Сент-Луисскому кодексу (International code.., 2000 : XI, пер. с англ. мой), введение морфотаксона было единственно «**правильным** компромиссным решением» Номенклатурной секции, впервые обеспечившим «**реальную формальную основу** для будущей и настоящей практики в палеоботанической номенклатуре». Как было отмечено выше, сходная попытка была сделана в 1935 г. в Амстердаме.

Подчеркивая то, что формальная синонимика и правила приоритета будут продолжать действовать также в отношении морфотаксона (International code.., 2000 : XI), авторы его концепции отмечают невмешательство Кодекса в проблемы «**качественного** определения категорий морфотаксонов», а также «распознавания и наименования **биологических ископаемых таксонов**». Между тем этому противоречит пояснение, приведенное ниже: «*Sigillaria*, номенклатурно, является названием **морфорода**, включающего в себя некоторые фрагменты коры, так как **конечный тип родового названия** (типовой образец *S. scutellata*) является таким фрагментом коры; однако, если это касается карбоновых лесов, в которых деревья с корой *Sigillaria* доминировали, вполне допустимо и обоснованно говорить о лесах из *Sigillaria*. *Sigillariaceae* номенклатурно означает **морфосемейство**, основанное на фрагменте коры, но может использоваться для эволюционно гипотетического семейства, которое среди других его членов включает cone-genus *Mazocarpon* (International code.., 2000, статья 11, пример 25; пер. с англ. мой)». Необходимо отметить, что сем. *Sigillariaceae* Unger 1842 (Тахтаджян, 1986) основывается не на одном отпечатке коры, а на целом комплексе морфологических и анатомических признаков строения ствола, листьев, репродуктивных органов и жизненной форме растений.

Не вполне удачным кажется в примечании к «морфотаксону» применение выражения «конечный тип», как не имеющего отношения к научному языку, принятому в ботанической номенклатуре. Следует отметить, что «типовой образец» не заменяет у ископаемых растений номенклатурный тип. В одном образце геологической породы, как правило, заключено несколько макроскопических фрагментов систематически разнородных растений и десятки, а иногда и сотни спор и пыльцы. Это также отмечал A. Traverse (Greuter et al., 2000). Однако указание номера типового образца представляет важную дополнительную информацию для определения его положения в соответствующей коллекции. Наконец, использование словосочетаний «cone-genus», «морфород», «морфосемейство» не представляется удачным. Все таксоны в систематике растений как современных, так и ископаемых основаны на приоритетной морфологической концепции вида.

Тем не менее, отдавая дань традиции следования нормативам МКБН, некоторые авторы уже упоминают новые термины — «морфовид», «морфород» и «морфосемейство» (см., например, Philippe et al., 1999; Singh et al., 2003, и др.), однако в текстах продолжают пользоваться привычным языком, употребляя термины «вид», «род», «семейство», которые на протяжении почти двух веков имеют хождение во всех палеоботанических работах. Из текста последних МКБН не ясно, как они должны сочетаться с новым термином «морфотаксон» в публикациях и где следует проводить грань между таксонами современной флоры и их фоссилизированными аналогами. Столь же неясным было применение органорода и формрода.

Обсуждение

Необходимо еще раз напомнить, что все таксоны традиционной классификации — это морфотаксоны. Система растений К. Линнея (Linnaeus, 1753; Линней, 1989), лежащая в основе современной систематики, основывалась на выявлении и наименовании внешних, т. е. **морфологических** признаков, характерных для растения, а также выделении под тем же названием соответствующих рода и вида. Таким образом, в его системе морфологическое понимание вида и таксонов всех других рангов является **приоритетным** и **преоккупированным**. Наглядной иллюстрацией этого являются ключи, которыми уже на протяжении 250 лет пользуются систематики мира, и многочисленные филогенетические схемы, основанные преимущественно на морфологии растений. Введение в Кодекс термина «морфотаксон» в качестве альтернативы для ископаемых растений **ошибочно** по существу. Корень «морфо-» акцентирует внимание на **морфологической** сущности ископаемого объекта и основанного на нем таксона, **якобы не характерной** для линнеевских родов и видов современных растений.

Попытки особого маркирования названий фоссилизированных растений апробированы еще на заре науки, задолго до выхода в свет первых номенклатурных правил (Candolle, 1867; International rules.., 1906). Для обозначения родов, основанных на ископаемых остатках, еще с начала XIX в. используют сложные, обычно двукоренные слова. Первый компонент — это, как правило, название уже известного рода, с которым сближается фоссилия, второй обозначает ее природу. Например, для окаменелых стволов, ветвей и даже корней вторым компонентом сложного названия рода часто используют греческое слово *xylon*, например, *Cupressinoxylon* Goeppert 1850, *Ocoteoxylon* Schuster 1908. Однако, как хорошо известно ботаникам, оно достаточно часто встречается также в названиях современных растений. В статье M. Philippe et al. (1999) для таких таксонов, как например *Agathoxylon* Greguss 1952, *Libocedroxylon* Greguss 1967 и другие, второй компонент уже показывает принадлежность фоссилий к древесинам. При этом отнесение их к «морфородам» никак не повлияло на процедуру их типификации. При образовании новых родовых названий для листьев проблематичных растений палеоботаники наиболее часто в качестве второй основы сложного слова используют греческое слово *phyllon* (как и для современных растений), например *Monocotylophyllum* Reid et M. Chandler 1926, *Banksieaephyllum* Cookson 1950, для ископаемых кутикул — латинское слово *cutis*, например *Conifericutis* Gomankov 1997, а для спор — латинское слово spora, например *Zonalosporites* Ibrahim 1933, *Ophioglossisporis* Nagy 1969. Не только сложные слова, но также суффиксы применяют для названия новых родов, основанных на древесине, фрагментах стволов, отпечатках и остатках листьев, соцветиях, плодах, семенах, спорах и пыльце, например *Betulinium* Unger 1842, *Laurinium* Unger 1845, *Bennettites* Carruthers 1870, *Acozamites* M. Zalessky 1936, Betulites Goeppert 1838, *Nelumbites* Berry 1912. Однако еще больше родовых названий, лишенных каких-либо признаков природы фоссилии, например *Macrotaenia* Frenguelli 1943, *Takhtajanodoxa* Snig. 1980. Более 20 лет назад на рассмотрение палеоботаников был предложен мой личный опыт маркировки видов, основанных на кайнозойских фоссилиях. В свое время при изучении современных и ископаемых представителей *Nelumbo* возникла потребность в их обозначении в сводном списке видов рода. Было предложено использовать аббревиатуры из латинских букв (Snigirevskaya, 1985), которые показывают, современным или ископаемым является экземпляр, избранный в качестве типа: tgf (tsf) = typus generis (speciei) fossilis, т. е. «тип рода (вида) ископаемый», tgh (tsh) = typus generis (speciei) hodiernus, т. е. «тип рода (вида) современный».

Однако все способы маркировки названий таксонов, основанных на фоссилиях, себя не оправдали, и едва ли они нужны в тексте номенклатурных кодексов для профессиональных ботаников, тем более систематиков. Этот вопрос касается не норм наименования новых таксонов, а их происхождения и содержания, и они наиболее уместны в описании материала. Интересующиеся палеоботаникой в первую очередь должны обращаться к специальной научной литературе, а также к каталогам родовых названий ископаемых растений: А. Н. Криштофович (1941), H. N. Andrews, jr. (1955), Основы палеонтологии (1963); Каталог ископаемых растений Кавказа (1973); A. M. Blazer (1975), A. D. Watt (1982), S. V. Meyen (1990) и многие другие, где каждый может получить необходимую предварительную информацию.

Концепция морфотаксона обосновывается ее авторами несоответствием содержания видов фоссилизированных растений так называемому «естественному» или «биологическому» виду у современных растений. Многолетние дискуссии на эту тему на международных конгрессах (см., например, Faegri, 1963) не привели к согласию в среде ботаников. По словам Н. Н. Цвелёва (2005 : 59), «мнение о том, что „таксономические" виды описываются без учета их биологических особенностей, несомненно, ошибочно, хотя случаи, когда изучить „биологию" видов по разным причинам невозможно, не так уж редки». Это относится в равной степени к ископаемым растениям. По-видимому, он прав (Цвелёв, 1995, 2005), утверждая, что в систематике растений проблемы вида как таковой фактически не существует. Ее постановка была инициирована в свое время в популяционной генетике и биосистематике (Тахтаджян, 1966; Меницкий, 1967; Скворцов, 1967а, б). Круг неясных вопросов, связанных с эволюцией вида, бесконечно широк, и едва ли решение большинства из них принципиально возможно в обозримом будущем. Ни Карлу Линнею, ни его последователям определенная неполнота знаний в области биологии (в широком смысле) не мешала и не мешает определять и описывать растения и основанные на них таксоны разного ранга в соответствии с морфологической концепцией вида, не утратившей своего значения до сих пор. Приоритетным для систематиков всегда оставалось изучение внешней морфологии, связанной с особенностями биологии, экологии и географии. Анализируя пути становления современного понимания вида, А. К. Скворцов (1967а: 16) отмечает: «...раньше всего вид был понят как феномен морфолого-физиологический, затем как феномен эколого-географический, и, наконец, как феномен генетический». Данные кариологии, молекулярной биологии и других современных дисциплин биологии не являются определяющими при видовой идентификации растений и вводятся в диагнозы в качестве дополнительных признаков, к сожалению известных далеко не для всего многообразия современных растений.

История органо- и формородов подтверждает, что выделение этих понятий было продиктовано не строго номенклатурными, а тесно переплетенными с ними таксономическими соображениями, желанием подчеркнуть отличие от современных большинства таксонов, основанных на фитофоссилиях. Известно, что ископаемые растения предстают перед исследователем или целиком, или в виде совокупности нескольких органов (как и в гербарии современных древесных голо- и покрытосеменных, например в виде конечных олиственных побегов с репродуктивными структурами или без них) или, что бывает достаточно часто, как отдельные органы (споры, пыльца, листья, обломки стволов и корней и пр.), не утратившие их характерных черт морфологии. При этом многие растения могли бы быть отнесены к современным родам и даже видам.

Стадии преобразования и переход от современного растения к ископаемому являются постепенными и не всегда заметными для неспециалистов. В процессе совершенствования правил и советов в рамках МКБН, по-видимому, необходимо абстрагироваться от большинства конкретных ситуаций, которые связаны не с законами наименования, а с содержанием и историей таксонов. Фрагментарность многих находок фоссилизированных растений, которая возникает не только в результате сортировки материала в процессе захоронения, но также по вине коллекторов, обычно воспринимается неспециалистами как фатальная неизбежность ошибочности их идентификации.

Однако, как правило, достоверность определений фоссилий является достаточно высокой. Если принимать идею морфотаксонов в понимании Кодекса (Международный кодекс.., 2001; International code.., 2006), то к ним неизбежно придется относить хорошо известные ботаникам современные растения, минерализованные остатки и отпечатки которых наблюдаются в ныне формирующихся осадках, например, в травертинах, или обнаружены в процессе изучения многочисленных археологических памятников. Что касается более древних растений, то, как показывает опыт, наиболее часто фрагментарность растений, особенно в твердых и тяжелых породах, обусловлена невозможностью в полевых условиях извлечь из них одновременно листья, стробилы, семена, куски стволов и доставить их в коллекционные фонды. Нередко палеоботаникам приходится ограничиваться лишь регистрацией разнородных частей растений в органической связи и удовольствием созерцания погребенных около 250—300 млн лет и наложенных друг на друга гигантских стволов лепидодендронов и сигиллярий, обнаженных на большой глубине в забоях и штреках шахт.

Не так уж редки случаи, когда благодаря особенностям процесса захоронения ископаемые растения не теряют целостности и, пропитанные минеральными растворами, часто, скорее, напоминают муляжи, изготовленные человеком. В третичных отложениях Северного Приаралья можно наблюдать погребенные заросли *Nelumbo* и многих сопутствующих растений, например Trapa и Salvinia (Жилин, Снигиревская, 1974; Снигиревская, 1987). Многие из них сохранились целиком — от корневища до цветков, с вертикально стоящими черешками и листьями, захороненными на разных уровнях породы в зависимости от того, были ли они плавающими или стоячими. В триасовых осадках Поволжья и Путораны встречаются погребенными целые популяции *Isoëtopsida*. Объемно сохранившиеся растения изучены в деталях, подобно современным представителям группы (Снигиревская, 1980, 1989; Наугольных, Могучева, 2006). В девонских отложениях Северной Америки было описано целое окаменевшее ювенильное растение *Eddya* (Beck, 1967), принадлежащее к древнейшим древесным растениям — археоптерисовым.

Вероятность того, что вид, описанный на основании не полностью сохранившегося растения, не соответствует так называемому «естественному» виду, фактически очень мала. Пример тому — описание ископаемого растения *Metasequoia*, лишь позднее обнаруженного в современной флоре! Нередко шансы найти все части фоссилии в геологической породе сведены к минимуму или просто отсутствуют. Для присвоения наименования не имеет значения, по какой из них назван вид. Разная «наполненность» его морфологического диагноза определяет его отнесение к тому или иному таксону более высокого ранга. Если удается объединить описанные под различными названиями части одного и того же растения, то для их таксономического отождествления в МКБН предусмотрено выделение синонимов.

Между тем недавнее введение в МКБН термина «морфотаксон» создает своего рода психологическое препятствие при анализе данных о фоссилизированных членах вымерших биот и может оказаться существенной помехой в понимании роли растительного покрова в эволюции биоразнообразия. По мнению специалистов, недостаточно знакомых со спецификой палеоботанических исследований, данные о морфотаксонах не могут приниматься во внимание при обсуждении эволюции биоразнообразия опять-таки из-за их несоответствия современным видам. Однако обсуждение этой проблемы не входит в задачи Номенклатурного кодекса (Международный кодекс..,1974), а смещено в сферу таксономической составляющей систематики. По словам Ч. Джеффри (1980: 107), задачи таксономии «состоят в изучении теории и практики классификации», а в ботанике — в способе построения иерархической системы соподчиненных таксонов растений, как современных, так и ископаемых.

При сохранении основных принципов издания со временем было принято и записано в МКБН (см., например, Международные правила.., 1949; Международный кодекс.., 1974; International code.., 2006) требование, согласно которому название каждого таксона навсегда связано с определенным экземпляром, именуемым тем или иным номенклатурным типом, и сопровождается диагнозом или описанием. Положение о необходимости типификации названия нового таксона современных растений от семейства до более низких рангов было утверждено с 1 января 1958 г. Понимание учеными этого важного условия пришло не сразу, и в свое время многие ботаники возражали против введения номенклатурных типов (Международные правила.., 1949, предисловие). Для ископаемых растений действительно обнародованными названиями новых таксонов стали, по решению Брюссельского конгресса, с 1 января 1912 г. только те, которые сопровождались изображениями. Как упоминалось выше, попытка утвердить в 1935 г. положение о том, что описание нового вида ископаемых растений «является действительным лишь при условии, что тип специально указан» (Международные правила.., 1949 : 52), не осуществилась. Однако для современных растений (кроме водорослей) начиная с 1 января 1935 г. в целях действительного обнародования новые таксоны должны были сопровождаться латинским описанием или диагнозом, или ссылкой на «ранее и эффективно обнародованные латинское название или диагноз» (Международный кодекс.., 2001: 95). Палеоботаники стали ссылаться на типы или типовые образцы после выхода в свет МКБН, принятого в Сиэтле в 1969 г. (International code.., 1972; Международный кодекс.., 1974). В статье 7 этого издания отмечалось: «Типом названия таксона ископаемых растений видового или более низкого ранга является экземпляр, изображение которого дается или цитируется при действительном обнародовании этого названия. Если при действительном обнародовании названия даются или цитируются изображения нескольких экземпляров, то в качестве типа должен быть выбран один из этих экземпляров» (там же, с. 20). С 1 января 1990 г. при описании нового таксона необходимо указывать номенклатурный тип на латинском языке — «typus» или «holotypus» сразу после описания или диагноза (Международный кодекс.., 2001). Согласно решению XV МБК, в Токийском кодексе указано, что новые таксоны ископаемых растений, опубликованные после 1 января 1996 г., будут действительно обнародованными, если они сопровождаются «латинским или английским описанием или диагнозом, либо ссылкой на ранее и эффективно обнародованное латинское или английское описание или диагноз» (Международный кодекс.., 1996). По решению Сент-Луисского конгресса, состоявшегося в 1999 г., с 1 января 2001 г. действительно обнародованными являются названия таксонов как современных, так и ископаемых растений при условии не только выделения номенклатурных типов для разных таксономических категорий, но также указанием места их выделения и хранения. Для признания приоритета тип считается обозначенным, если он сопровождается латинской фразой «hic designatus», т. е. «здесь обозначен» (Международный кодекс.., 2001). Сент-Луисский кодекс (там же, ст. 1.2, с. 28) отмечает, что морфотаксоны, основанные на ископаемых растениях, также должны сопровождаться «соответствующим номенклатурным типом». Однако нет ясности, как примирить таксоны традиционной классификации с морфотаксонами. Сведенные в МКБН правила законного и действительного обнародования, типификации, приоритета, синонимики и прочего традиционно распространяются на все ботанические таксоны, независимо от их родства, полноты и стадии сохранения, понимания тем или иным автором, что является предметом других разделов ботаники.

Заключение

Предложенная концепция морфотаксона концептуально не оправдана и фразеологически оформлена неудачно. Его выделение является результатом недоразумения, так как упомянутые в МКБН таксоны, основанные как на современных, так и ископаемых растениях, являются именно морфотаксонами. Опыт международных конгрессов показал, что нельзя принимать для включения в такой важный законодательный орган, каким является Кодекс, плохо подготовленные документы и неясные термины. Этимология названия «морфотаксон» для ботаников, хорошо знакомых с морфологической концепцией вида, должна бы быть сигналом для его снятия с номинации. При совершенствовании законов научного наименования таксонов крайне необходимо абстрагироваться от их конкретных исторических корней и структурных модификаций.

Нельзя согласиться с мнением авторов Предисловия к Сент-Луисскому кодексу (Междуародный кодекс.., 2001), что концепция «морфотаксона» является основой для вычленения палеоботанической номенклатуры. Реализация этой идеи потребовала бы не одного десятилетия, огромных людских резервов, в первую очередь профессиональных систематиков, а также значительных финансовых средств. Ее осуществление было бы роковым для будущего развития науки. Была бы утрачена простейшая и весьма гибкая система взаимообмена и сохранения информации о вновь описываемых ископаемых растениях и таксонах, их филогенетической и эволюционной интерпретации, а также их связи с таксонами современной флоры.

В связи с 300-летием Карла Линнея представляется уместным очень кратко прокомментировать значение его гениальных трудов, в частности в связи с предметом настоящей статьи. Как отмечает Р. В. Камелин (2004) в книге «Лекции по систематике растений. Главы теоретической систематики растений», «изложение мыслей Линнея доказывает, что 250 лет назад систематика уже осознавалась как квинтэссенция ботаники, как наука теоретическая и глубоко философски осмысленная» (там же, с. 10). Представляется, что есть все основания говорить о линнеевской методологии в систематике, основанной на выявлении морфологической определенности родов, видов и таксонов более низкого ранга, существенной роли полового размножения и гибридизации в истории растительного мира, на идее таксономической (по существу филогенетической!) стратификации растительного мира, выраженной в построенной им иерархической системе таксонов растений разных рангов, на остроумной и проверенной временем бинарной (биномиальной) номенклатуре вида (тринарной — для подвидов и разновидностей). Разработанные несколькими поколениями «номенклаторов» (выражение К. Линнея в русском переводе; Линней, 1989) научный язык и правила наименования современных и ископаемых растений, а также типификации основанных на них таксонов в сочетании с детальными морфологическими исследованиями обеспечивают наиболее эффективный и вполне корректный путь выявления родственных связей и статуса отдельных групп растений, а также содействует пониманию закономерностей эволюционного процесса в растительном мире в целом. Как отмечал К. К. Шапаренко (1935), Линней вплотную подошел к эволюционизму, признавая влияние среды на изменяемость видов, а также работал над созданием «естественной», т. е. филогенетической систематики. К сожалению, в разные периоды этого не хотели признавать многие выдающиеся ученые (например, Козо-Полянский, 1937). Как отмечает А. К. Скворцов (1967а: 16), «введением в науку „вида" как вполне определенной биологической категории мы обязаны Линнею. Линней придал категории вида не только определенность, но и универсальность, и положил эту категорию в основу систематики», распространяя его, а не род, на все системы (Скворцов, 2005, 2007) в качестве главного «строительного кирпича».

Достижения последних десятилетий в области кладистического анализа не могут не привлекать интереса со стороны представителей традиционной систематики новизной подходов и компьютерной обработкой данных. Это направление, несомненно, обеспечивает значительно более объективную картину реконструкции эволюционного процесса в целом и позволяет дополнить научный интуитивный подход и систему субъективных оценок, на которых до настоящего времени основывается большинство филогенетических схем. Однако идеи таксономической стратификации растительного мира и модель построения иерархической системы таксонов растений разных категорий уходят корнями в линнеевскую систематику.

Несмотря на неодинаковое отношение к морфологической концепции и бинарной номенклатуре линнеевского вида со стороны разных ученых, нельзя не признать, что она являет собой уникальную по простоте, гибкости и оперативности модель взаимного обмена информацией в области систематики. Номенклатура как раздел систематики, с одной стороны, связана с относительно произвольным наименованием растений при определенной свободе в научных описаниях, а с другой — с процессом «типового» оформления тех же названий в применении к таксонам, согласно своду законов и рекомендациям МКБН.

Непосредственные задачи Номенклатурного кодекса — это разработка законов научного наименования таксонов, они не связаны с их историей и положением в системе (Международный кодекс.., 1974). Как напоминают F. A. Stafleu (1971) и Ч. Джеффри (1980), научное бинарное название вида было и остается «просто условным символом или шифром, который дает возможность ссылаться на тот или иной таксон» и тем самым «облегчить общение» исследователей (Джеффри, 1980: 19). Блестящее достижение Карла Линнея (см. о становлении его концепции у Stafleu,1971) в такой, казалось бы, запутанной области, как классификация известных на Земле растений, благодаря необыкновенной простоте и глубокой логике было востребовано не только ботаниками (Бобров, 1954; Курченко, 2007). Его концепция проникла в различные разделы наук о других живых организмах (Проект биокодекса, 1997). Она сделала биологическую номенклатуру «общепризнанной справочной системой» (Джеффри, 1980: 53) и, по словам F. A. Stafleu (1971: 3), фактически определила «рождение биологии как зрелой научной дисциплины».

Номенклатурные правила со времени их первых изданий — A. de Candolle. Lois de la nomenclature botanique (Candolle, 1867) и International rules of botanical nomenclature (1906) — претерпели большие изменения в формулировке статей, правил и советов. Однако линнеевская номенклатура до сих пор остается фундаментом этого важнейшего справочного документа. На сегодняшний день не оправдалось предсказание A. de Candolle (1867), что в будущем возможно вместо линнеевской номенклатуры возникнет нечто, полностью отличное от нее (Candolle, 1867, cited from P. H. Raven in Report 2000, p. 10, 11).

Ныне представляется очень важным охранять линнеевскую систему от неосторожных ревизий, чтобы удержать на должной высоте завоевания ботанической науки. В совершенствовании нуждаются не линнеевская (морфологическая) концепция вида и не собственно термин «таксон», отражающий некие дискретные общности на разных уровнях иерархических систем классификаций, в том числе в современной систематике растений, а правила номенклатурного оформления таксонов, независимо от их рангов и филогенетического родства. Этим и занимаются на протяжении почти полутора веков выдающиеся знатоки научного языка систематиков.

Как отмечал W. Greuter на открытии первого заседания Номенклатурной секции в Сент-Луисе в 1999 г. (Report, 2000: 15), авторский коллектив Издательского комитета (Editorial Committee) всегда помнил о предостережении A. Cronquist о том, что любые редакционные изменения в Кодексе «должны быть минимальными и не отражать мнения отдельных членов Комитета». Greuter (2000: 42) предложил следующим образом обозначить его основную цель: «обеспечение ясных, недвусмысленных и эффективных правил для установления и сохранения стабильных, не амбициозных, универсальных названий ботанических таксонов данного объема, положения и ранга».

Международный кодекс ботанической номенклатуры является важным справочным и законодательным документом для профессиональных систематиков и флористов, изучающих как современные, так и ископаемые растения и грибы. Представляются недопустимыми неточные и противоречивые формулировки в предисловиях и текстах статей Кодекса, многочисленные, часто излишние, примечания к статьям и отдельным терминам и другие формы отражения рутинной работы, на страницах законодательного печатного издания. Введение в Кодекс термина «морфотаксон» никак не влияет на процедуру номенклатурного оформления новых таксонов, основанных на ископаемых растениях и грибах. Его необходимо исключить из Кодекса и можно применять, как и ранее, если в этом заинтересован тот или иной исследователь, в качестве безрангового термина свободного пользования. В интересах номенклатуры единственным корректным решением является отмена текста статей 1.2 и 1.3 в главе 1. «Таксоны и ранги», сформулированные Сент-Луисским конгрессом (Saint Louis, 1999) и поддержанные Венским конгрессом (Vienne, 2005). Ниже предлагается формулировка, заимствованная из Преамбулы к тексту Кодекса (Международный кодекс.., 1974: 15), принятого XI Международным ботаническим конгрессом (Seattle, 1969) с дополнением: «Правила и советы применяются ко всем растениям и грибам, как современным, так и ископаемым». Идея применения термина «морфотаксон» как для растений, так и грибов не имеет номенклатурного значения, а связана с вопросами их классификации.

Благодарности

В процессе подготовки статьи очень полезными для меня были советы и замечания Н. Н. Цвелёва, Р. В. Камелина, Н. Н. Имханицкой, С. Г. Жилина, А. В. Хваля и И. В. Татанова, которых я искренне благодарю.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров Е. Г. Двухсотлетие «Species plantarum» Карла Линнея (1753—1953) // Комаровские чтения. 1954. Вып. 8. 38 с.

Джеффри Ч. Биологическая номенклатура. М., 1980. 119 с.

Жилин С. Г., Снигиревская Н. С. Уникальное местонахождение *Nelumbo* Adans. из аквитанских отложений Западного Казахстана // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 858—863.

Камелин Р. В. Лекции по систематике растений. Главы теоретической систематики растений. Барнаул, 2004. 226 с.

Каталог ископаемых растений Кавказа. Тбилиси. 1973. Т. 1. 315 с.; Т. 2. 321 с.

Козо-Полянский Б. М. А. Л. Жюссье и Линней // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1937. Т. 5. С. 249—258.

Криштофович А. Н. Каталог растений ископаемой флоры СССР // Палеонтол. СССР. 1941. Т. 12. С. 7—566.

Курченко Е. И. К 300-летию со дня рождения Карла Линнея // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 5. С. 601—612.

Линней К. Философия ботаники. М., 1989. 451 с.

Международные правила ботанической номенклатуры / Под ред. А. А. Гроссгейма и Б. К. Шишкина. М.; Л., 1949. 168 с.

Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый VIII Международным ботаническим конгрессом, Париж, 1954. Пер. с англ. Я. И. Проханова / Под ред. Б. К. Шишкина и И. А. Линчевского. М.; Л., 1959. 91 + xcv с.

Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый XI Международным ботаническим конгрессом, Сиэтл, 1969. Пер. с англ. И. А. Линчевского. Л., 1974. 269 с.

Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый XII Международным ботаническим конгрессом, Ленинград, 1975. Пер. с англ. И. А. Линчевского. Л., 1980. 283 с.

Международный кодекс ботанической номенклатуры (Токийский кодекс). Пер. с англ. Т. В. Егоровой и В. Н. Гладковой. СПб., 1996. 191 с.

Международный кодекс ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс). Пер. с англ. Т. В. Егоровой. СПб., 2001. 210 с.

Мейен С. В. Некоторые теоретические вопросы современной палеоботаники // Палеонтол. журн. 1970. № 4. С. 3—15.

Меницкий Ю. Л. Критерий вида в биосистематике // Тез. докл. совещания по объему вида и внутривидовой систематике. Л., 1967. С. 12—14.

Наугольных С. В., Могучева Н. К. Новый представитель плауновидных (*Lycopodiopsida*) из нижнего триаса тунгусской синеклизы (Сибирская платформа) // Новости палеонтол. и стратиграф. Новосибирск, 2006. Вып. 8. С. 81—93.

Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. М., 1963. Т. 14. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники. 698 с.; Т. 15. Голосеменные и покрытосеменные. 743 с.

Ошуркова М. В. Морфология, классификация и описание формародов миоспор позднего палеозоя. СПб., 2003. 377 с.

Потонье Р. Значение таксономии спор для стратиграфии // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1959. № 6. С. 106—109.

Проект биокодекса: будущие международные правила для научных названий организмов. СПб., 1997. 52 с.

Скворцов А. К. Становление современного понимания вида // Тез. докл. совещания по объему вида и внутривидовой систематике. Л., 1967а. С. 16—18.

Скворцов А. К. Основные этапы развития представлений о виде // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1967б. Т. 72. Вып. 5. С. 11—27.

Скворцов А. К. Проблемы эволюции и теоретические вопросы систематики. М., 2005. 293 с.

Скворцов А. К. У истоков систематики. К 300-летию Карла Линнея // Природа. 2007. Т. 4. С. 3—10.

Снигиревская Н. С. Takhtajanodoxa — новое звено в эволюции плауновидных // Систематика и эволюция высших растений. Л., 1980. С. 45—53.

Снигиревская Н. С. О проблеме охраны местонахождений ископаемых растений // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 5. С. 694—705.

Снигиревская Н. С. Еще раз о статусе рода *Pleuromeia* Corda // Вопросы палеофлористики и стратиграфии. Л., 1989. С. 74—88.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л., 1966. 611 с.

Тахтаджян А. Л. Высшие таксоны сосудистых растений, исключая цветковые // Проблемы палеоботаники. Л., 1986. С. 135—142.

Цвелёв Н. Н. Вид как один из таксонов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1995. Т. 100. Вып. 5. С. 62—68.

Цвелёв Н. Н. Проблемы теоретической морфологии и эволюции высших растений. СПб., 2005. 407 с.

Шапаренко К. К. К вопросу о роли Линнея в развитии ботаники // Природа. 1935. № 5. С. 68—77.

Andrews H. N., jr. Index of generic names of fossil plants, 1820—1965 // U. S. Geol. Surv. Bull. 1955. N 1300. 354 p.

Beck C. B. Eddya sullivanensis gen. et sp. nov., a plant of gymnospermic morphology from the Upper Devonian of New York // Paleontogr. 1967. Abt. B. Bd 121. Lfg 1—3. S. 1—22.

Blazer A. M. Index of generic names of fossil plants, 1966—1973 // U. S. Geol. Surv. Bull. 1975. N 1396. 54 p.

Candolle A. P. de. Lois de la nomenclature botanique. Paris, 1867. 64 p.

Faegri K. Organ- and form-genera: significance and nomenclature treatment // Taxon. 1963. Vol. 12. N 1. P. 20—28.

Greuter W. International code of botanical nomenclature (Saint Louis code) // Regn. Veg. 2000. Vol. 138. xviii + 474 p.

Greuter W., McNeill J., Hawksworth D. L., Barrie F. R. Report on botanical nomenclature — Saint Louis // Englera. 2000. Vol. 20. 253 p.

International code of botanical nomenclature. Adopted by the XI IBC, Seattle, August 1969. Utrecht, 1972. 426 p.

International code of botanical nomenclature. Adopted by the XII IBC, Leningrad, July, 1975. Utrecht, 1978. xiv + 457 p. // Regn. Veg. Vol. 97.

International code of botanical nomenclature (Saint Louis code). Adopted by the XVI IBC, Saint Louis, August, 1999. Königstein. 2000, xviii + 474 p. // Regn. Veg. Vol. 138.

International code of botanical nomenclature (Vienna code). Adopted by the XVII IBC, Vienna, July, 2005. Ruggell, 2006, xviii + 568 p. // Regn. Veg. Vol. 146.

International rules of botanical nomenclature. Vienne. 1905. Jena, 1906. 99 p.

Lanjouw J. Synopsis of proposals concerning the International rules of botanical nomenclature submitted to the Seventh International Botanical Congress, Stockholm, 1950. Regn. Veg. 1952. Vol. 3. 228 p.

Linnaeus C. Species plantarum. Stockholm, 1753. Vol. 1, 2. Fasc. repr. 1957—1959. 480—529 p.

Meyen S. V. Catalogue of fossil plant genera. London, 1990. 68 p.

Philippe M., Zijlstra G., Barbacka M. Greguss's morphogenera of homoxylous fossil woods: a taxonomic and nomenclatural review // Taxon. 1999. Vol. 48. N 4. P. 667—676.

Potonié R. Zur Morphologie und morphologischen Nomenklatur der *Sporites* H. Potonié, 1893 // Palaeontol. Zeitschr. 1952. Bd 25. N 314. S. 143—154.

Potonié R., Kremp G. Die Gattungen der Palaeozoischen Sporae Dispersae und ihre Stratigraphie // Geol. Jahrbuch.1954. Bd 69. S. 111—194.

Report on botanical nomenclature — Saint Louis 1999 // Englera. 2000. N 20. 253 p.

Singh K. J., Rothwell G. W., Mapes G., Chandra S. Reinvestigation of the coniferophyte morphospecies *Buriadia heterophylla* Seward and Sahni, with reinterpretation of vegetative diversity and putative seed attachments // Rev. Palaeobot. Palyn. 2003. Vol. 127. P. 25—43.

Skog J. Report of the Committee for fossil plants // Taxon. 1999. Vol. 48. N 4. P. 817—819.

Snigirevskaya N. S. Nomenclature // IOP Newsletter. 1985. N 28. P. 2, 3.

Stafleu F. A. Linnaeus and Linneans. Utrecht, 1971. 386 p.

Watt A. D. Index of generic names of fossil plants, 1974—1978 // U. S. Geol. Surv. Bull. 1982. N 1517. 63 p.

SUMMARY

Some questions of the nomenclature of fossil plants, the critique of the term «morphotaxon» for the fossils, and the proposal of its elimination from the *International code of botanical nomenclature* are presented. It is impossible to consider the «morphotaxon as the alternatve to the taxon of the ordinary (Linnean) systematics based on the priority morphologic species concept, since all the taxa are morphotaxa. The scenario of the «organo-genus» and «forma-genus» conception is discussed too. Both have been eliminated from the *Code*. The «morphotaxon» may be considered out of the *Code* as an informal rankless term of free use.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26 + 581.9 + 582.26 : 581.4

© М. С. Куликовский

ВИДОВОЙ СОСТАВ И МОРФОЛОГИЯ ПЕННАТНЫХ ДИАТОМОВЫХ СФАГНОВЫХ БОЛОТ РУССКОЙ РАВНИНЫ.
2. *FRAGILARIACEAE* (*BACILLARIOPHYTA*)

M. S. KULIKOVSKIY. SPECIES COMPOSITION AND MORPHOLOGY
OF THE PENNATE DIATOMS OF SPHAGNOUS BOGS FO RUSSIAN PLAIN.
2. *FRAGILARIACEAE* (*BACILLARIOPHYTA*)

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н

Поступила 15.09.2006
Окончательный вариант получен 12.03.2007

В изученных 11 сфагновых болотах выявлено 44 таксона из 11 родов сем. *Fragilariaceae*: *Asterionella*, *Diatoma*, *Fragilaria*, *Fragilariforma*, *Hannaea*, *Meridion*, *Oxyneis*, *Pseudostaurosira*, *Stauroforma*, *Staurosira*, *Tabellaria*. Приведены краткие диагнозы таксонов, сделаны две таксономические комбинации. Несколько видов являются новыми для флоры России. Во всех болотах встречен вид *Tabellaria flocculosa*, другие виды представлены в значительно меньшем числе изученных сфагновых экосистем.

Ключевые слова: *Fragilariaceae*, видовой состав, морфология, систематика, сфагновые болота, Русская равнина.

Статья является второй в цикле работ, посвященных видовому составу и морфологии пеннатных диатомовых сфагновых болот. В первой статье был описан видовой состав и морфология видов рода *Eunotia* Ehr. (Куликовский, 2007), предпочитающих ацидные условия и характерных для сфагновых болот. Представители сем. *Fragilariaceae* различаются своими экологическими предпочтениями, однако многие из них характерны для местообитаний с пониженными значениями pH.

При изучении сем. *Fragilariaceae* (Williams, 1986; Williams, Round, 1986, 1987; Lange-Bertalot, 1989; Round et al., 1990; Krammer, Lange-Bertalot, 1991, 2000) входящие в него роды и виды трактуются по-разному.

Цель работы — выявление состава сем. *Fragilariaceae* в сфагновых болотах Русской равнины.

Материал и методика

Материалом послужили пробы, отобранные из различных участков сфагновых болот Приволжской возвышенности (Пензенская обл.): Безымянного, Наскафтымского, Иванырского, трех Верхозимских, Чибирлейского, Пестровского, Ильминского, Качимского и из Полистово-Ловатского сфагнового массива на территории Рдейского государственного природного заповедника (Новгородская обл.). Описания биотопов, в которых собирался материал, было дано нами ранее (Генкал, Куликовский, 2006; Куликовский, 2007).

Пробы исследовали с применением трансмиссионного (H-300) и сканирующего (JSM-25S) электронных микроскопов после освобождения клеток от органической части методом холодного сжигания (Балонов, 1975).

Результаты и обсуждение

В изученных болотах выявлено 44 таксона видового и внутривидового ранга (табл. 1). Краткие описания, примечания, оргинальные микрофотографии 42 таксонов и элементов ультраструктуры их панциря приводятся ниже.

ТАБЛИЦА 1

Распространение видов *Fragilariaceae* в изученных сфагновых болотах

Таксоны \ Названия болот	Рдейское	Верхозимское 1	Качимское	Безымянное	Иванырское	Верхозимское 2	Ильминское	Наскафтымское	Чибирлейское	Пестровское	Верхозимское 3
Asterionella formosa	+		+		+						
A. ralfsii var. *ralfsii*	+			+	+	+	+				
A. ralfsii var. *americana*	+										
Diatoma moniliformis	+										
D. tenue	+	+	+				+				+
D. vulgaris	+										
Fragilaria cf. *alpestris*	+			+					+		
F. biceps			+								
F. capucina var. *capucina*							+				
F. capucina var. *septentrionalis*				+							
F. capucina var. *vaucheriae*	+			+						+	
F. capucina var. (?)				+							
F. crotonensis			+				+		+		+
F. delicatissima				+							
F. ulna var. *ulna*									+		
F. ulna var. *acus*	+										
Fragilaria (?) sp. 1	+										
Fragilaria sp. 2							+				
Fragilaria sp. 3									+		
Fragilaria sp. 4			+								
Fragilaria sp. 5						+					
Fragilariforma constricta f. *constricta*	+										
F. constricta f. *stricta*	+			+							
F. virescens	+										
Fragilariforma sp. 1	+										
Fragilariforma sp. 2	+										
Hannaea arcus	+								+		
Meridion circulare var. *circulare*	+								+		
M. circulare var. *constrictum*					+				+		
Oxyneis binalis	+										
Pseudostaurosira brevistriata	+			+					+	+	
P. microstriata var. *spinosa*			+								
P. zeilleri var. *elliptica*											+
Stauroforma exiguiformis	+										

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Таксоны \ Названия болот	Рдейское	Верхозимское 1	Качимское	Безымянное	Иванырское	Верхозимское 2	Ильминское	Наскафтымское	Чибирлейское	Пестровское	Верхозимское 3
Staurosira construens var. *construens*									+		
S. construens var. *binodis*	+	+		+	+	+					+
S. construens var. *venter*	+			+					+		+
S. elliptica	+			+					+		
S. martyi	+		+	+							
S. mutabilis	+										
S. oldenburgiana	+										
S. pinnata var. *trigona*	+										
Staurosira sp.	+										
Tabellaria flocculosa	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Asterionella formosa Hass. (табл. I, *1*). Створки 62.2—105.9 мкм дл., 1.9—4.4 мкм шир., 25—28 штрихов в 10 мкм. Космополит, в эвтрофных водоемах.

A. ralfsii W. Sm. var. *ralfsii* (табл. I, *2*, *3*). Створка 22.9—44.4 мкм дл., 2—3 мкм шир., 27—32 штрихов в 10 мкм. Пресноводный ацидофильный вид. Распространен в Европе, Центральной и Южной Африке, Мадагаскаре, восточных прибрежных штатах США.

Редкий для флоры России вид, указывался в планктоне р. Волги у г. Горького (Есырева, 1945), как *Peronia erinacea* Bréb. et Arn., в ацидном темноводном озере Пензенской обл. (Генкал, Куликовский, 2003), озерах мыса Костяной Нос (заповедник «Ненецкий») (Стенина, 2005), бассейне р. Пенжина (Харитонов, 2005).

A. ralfsii var. *americana* Körner (табл. I, *4*). Створка 50 мкм дл., 2.9 мкм шир., 39 штрихов в 10 мкм.

Редкая разновидность, отличающаяся от типовой бóльшим числом штрихов; считалась эндемичной для США (Körner, 1970; Krammer, Lange-Bertalot, 1991). В России найдена впервые.

Diatoma moniliformis Kütz. (табл. I, *5*). Створки 14.7—19.5 мкм дл., 3.2—5.5 мкм шир., 22—36 штрихов в 10 мкм, ребер 6 в 10 мкм. В водотоках с повышенной электропроводностью.

Особенностью вида является наличие двух двугубых выростов на створке, что отличает его от *D. tenue* Ag. emend. Genkal (Генкал, 2005).

D. tenue Ag. emend. Genkal (табл. I, *6*—*10*). Створки 19.5—71 мкм дл., 3—4.4 мкм шир., 33—49 штрихов в 10 мкм, ребер 6—10 мкм. Космополит, обитает в планктоне и бентосе пресных и слабо солоноватых водоемов.

Полиморфный вид, для которого характерно сильное варьирование формы и размеров створки (Генкал, 2005).

D. vulgaris Bory (табл. I, *11*). Створка 33.3 мкм дл., 8.9 мкм шир., 7 ребер в 10 мкм. Широко распространенный вид, мезосапроб.

Fragilaria cf. *alpestris* Krasske (табл. I, *12*). Створки 10.6—22.7 мкм дл., 3.8—5 мкм шир., 15—18 штрихов в 10 мкм. Североальпийский аэрофильный вид, в олиготрофных местообитаниях.

По морфологии близок к *F. alpestris*, изученному R. Le Cohu (1988), отличается меньшей длиной и большей шириной (Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 1991).

F. biceps (Kütz.) Lange-Bert. (табл. I, *13*). Створки 190 мкм дл., 4.5 мкм шир., 9 штрихов в 10 мкм. Космополит, в олиготрофных водоемах.

F. capucina Desmaz. var. *capucina*. Створка 21 мкм дл., 4 мкм шир., 15 штрихов в 10 мкм. Космополит, преимущественно в эвтрофных водоемах.

F. capucina var. *septentrionalis* (Oestr.) Lange-Bert. Створка 20 мкм дл., 2.7 мкм шир., 16 штрихов в 10 мкм. Распространение и экология, как у типовой разновидности.

F. capucina var. *vaucheriae* (Kütz.) Lange-Bert. (табл. I, *14*). Створка 14.5—26.4 мкм дл., 3.3—6.4 мкм шир., 10—19 штрихов в 10 мкм. Распространение и экология как у типовой разновидности.

F. capucina var. (?) (табл. I, *15*). Створки 14.1 мкм дл., 3.5 мкм шир., 16 штрихов в 10 мкм.

F. crotonensis Kitton (табл. I, *16*). Створки 71—93 мкм дл., 2.9—4 мкм шир., 14—15 штрихов в 10 мкм. В олиготрофных и слегка эвтрофных водоемах, галофил, олигосапроб.

F. delicatissima (W. Sm.) Lange-Bert. (табл. II, *1*). Створка 42 мкм дл., 3.3 мкм шир., 16 штрихов в 10 мкм. Широко распространенный вид, в олиго- и мезотрофных водоемах.

F. ulna (Nitzsch) Lange-Bert. var. *ulna* (табл. II, *2*). Створки 128.6—150 мкм дл., 4.3—8.9 мкм шир., 10—11 штрихов в 10 мкм. Космополит, наибольшего развития достигает в эвтрофных и богатых известью водоемах, мезосапроб.

F. ulna var. *acus* (Kütz.) Lange-Bert. (табл. II, *3*, *4*). Створки 104.4—111.8 мкм дл., 4.1—4.3 мкм шир., 14—15 штрихов в 10 мкм. Распространение и экология как у типовой разновидности.

Fragilaria (?) sp. 1 (табл. II, *5*, *6*). Створки 31.4 мкм дл., 3.6 мкм шир., 16 штрихов в 10 мкм.

Особенностью этого таксона являются наличие ярко выраженного стернума, поровых полей; по строению штрихов и двугубого выроста, расположенного в центре створки, сходен с родом *Tabellaria* Ehr., отличается от него формой створки.

Fragilaria sp. 2 (табл. II, *7—10*). Створки 522 мкм дл., 3—6.4 мкм шир., 10—12 штрихов в 10 мкм.

Этот таксон близок к *Fragilaria nanana* Lange-Bert., отличается заметно большими размерными характеристиками и меньшим числом штрихов. Наибольшее сходство проявляет с *Fragilaria* sp. sensu Krammer, Lange-Bertalot (1991: Taf. 122, fig. 15, 16),

Fragilaria sp. 3 (табл. II, *11*). Створки 18.6 мкм дл., 5.7 мкм шир., 13 штрихов в 10 мкм.

Тератологическая форма с нарушением в расположении и наличии штрихов.

Fragilaria sp. 4 (табл. II, *12*). Створка 44.3 мкм дл., 3 мкм шир., 14 штрихов в 10 мкм.

Fragilaria sp. 5 (табл. II, *13*). Створка 14.1 мкм дл., 4.1 мкм шир., 18 штрихов в 10 мкм.

Fragilariforma constricta (Ehr.) Williams et Round f. *constricta* (табл. II, *14*). (= *Fragilaria constrictat* Ehr. f. *constricta*). Створки 17.3—50 мкм дл., 5.7—14.3 мкм шир., 14—22 штрихов в 10 мкм. Северо-альпийский стенотермный вид, в олиготрофных и дистрофных водоемах.

F. constricta f. *stricta* (Cl.) Poulin (табл. II, *15*). (= *Fragilaria constricta* f. *stricta* Cl.). Створка 12.0—27.9 мкм дл., 5.3—11.4 мкм шир., 16—24 штрихов в 10 мкм. Распространение и экология как у типовой разновидности.

F. virescens (Ralfs) Williams et Round (табл. II, *16*, *17*). (= *Fragilaria virescens* Ralfs). Створки 18.6—28.6 мкм дл., 6—8.6 мкм шир., 21—23 штрихов в 10 мкм. Северный вид, галофил, олигогалоб.

Fragilariforma sp. 1 (табл. III, *1*, *2*). Створки 33.3—34.4 мкм дл., 8.9—12.2 мкм шир., 20 штрихов в 10 мкм.

Fragilariforma sp. 2 (табл. III, *3*—*5*). Створки 13—17.7 мкм дл., 7.4—10 мкм шир., 18 штрихов в 10 мкм.

По общему абрису этот таксон наиболее близок к *Fragilaria* sp., приведенному K. Krammer, H. Lange-Bertalot (1991: Taf. 129, fig. 8).

Hannaea arcus (Ehr.) Patrick (табл. III, *6*). Створки 62—102 мкм дл., 5—5.5 мкм шир., 14 штрихов в 10 мкм. Широко распространенный стенотермный вид, в холодных текучих водах умеренной зоны и Арктики.

В течение длительного времени вид рассматривался как *Ceratoneis arcus* (Ehr.) Kütz. (Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 1991). R. Patrick (Patrick, Reimer, 1966) перенес его в род *Hannaea* Patrick. Самостоятельность рода *Hannaea* не признается K. Krammer, H. Lange-Bertalot (1991), которые вслед за P. T. Cleve (1898) рассматривают его в составе *Fragilaria*. R. J. Bixby, R. Jahn (2005), изучив типовой материал и таксономическую историю вида, показали правомерность создания нового рода, поскольку род *Ceratoneis* относится к нищшиоидным диатомовым (Jahn, Kusber, 2005). R. J. Bixby (2001) на основании данных кладистического анализа считает *Hannaea* отдельным родом в сем. *Fragilariaceae*.

Род *Hannaea* рассматривался как монотипный род (Patrick, Reimer, 1966), позднее R. J. Bixby с соавт. (2005) описали новый вид *H. superiorensis* Bixby et Edlund. Вид *Ceratoneis chilensis* Krasske (Lange-Bertalot et al., 1996), так же как и два вышеуказанных вида, имеет дорсивентральную симметрию с фрагилариоидной морфологией, поэтому его правомерно относить к роду *Hannaea*. Исходя из этого мы предлагаем новую таксономическую комбинацию: **Hannaea chilensis (Krasske) Kulikovskiy comb. nov.** — Ceratoneis chilensis Krasske 1939, Arch. Hydrobiol. 35, p. 361, fig. 10: 22, 23.

Meridion circulare (Grev.) Ag. var. *circulare* (табл. III, *7*). Створка 25—33 мкм дл., 6.4—7.8 мкм шир., 12—15 штрихов в 10 мкм, поперечных ребер 3—4 в 10 мкм. Широко распространенный вид, галофоб, чаще на севере и в горных водоемах.

M. circulare var. *constrictum* (Ralfs) V. H. (табл. III, *8*). Створка 30.7—44 мкм дл., 6—12.2 мкм шир., 14—20 штрихов в 10 мкм, поперечных ребер 4—5 в 10 мкм. Экология и распространение как у типовой разновидности.

Oxyneis binalis (Ehr.) Round (табл. III, *9*). (= *Fragilaria binalis* Ehr., *Tabellaria binalis* (Ehr.) Grun.). Створки 17.3—20 мкм дл., 6.8—9.3 мкм шир., 14—19 штрихов в 10 мкм. Характерен для водоемов северного полушария, в олиго- и дистрофных водоемах.

Род *Oxyneis* Round выделен из рода *Tabellaria* по следующим особенностям: строению шипов, расположению двугубого выроста на полюсе створки,[1] менее развитой септе и форме створки (Round et al., 1990).

---

[1] Следует отметить, что *Tabellaria ventricosa* Kütz. имеет двугубый вырост, расположенный на полюсе створки, что отличает этот таксон от других представителей этого рода (Lange-Bertalot, 1988)

Pseudostaurosira brevistriata (Grun.) Williams et Round (табл. III, *10*). (= *Fragilaria brevistriata* Grun.). Створки 10.6—10 мкм дл., 4.0—5.7 мкм шир., 13—20 штрихов в 10 мкм. Космополит, в олигосапробных, олиго- и эвтрофных водоемах.

P. microstriata var. *spinosa* Flower (табл. III, *11*). Створка 7.2 мкм дл., 3.4 мкм шир., 18 штрихов в 10 мкм.

Таксон описан R. J. Flower (2005) из подводных каменистых осадков пруда Chergoos (Фолклендские острова). Обнаруженная нами створка соответствует описанию данной разновидности. Для флоры России указывается впервые.

Pseudostaurosira zeilleri var. elliptica (Gasse) Kulikovskiy comb. nov. — *Fragilaria zeilleri* var. *elliptica* Gasse 1980, Revue Algolog., N 3, fig. 7 (табл. III, *12*). Створки 21.8 мкм дл., 4 мкм шир., 13 штрихов в 10 мкм. Экология таксона неизвестна.

Отличительными чертами представителей рода *Pseudostaurosira* Williams et Round являются отсутствие двугубого выроста, широкий стернум, штрихи, состоящие из одного ряда нескольких больших округлых ареол (Williams, Round, 1987).

Stauroforma exiguiformis (Lange-Bert.) Flower, Jones, Round (табл. III, *13*). (= *Fragilaria virescens* var. *exigua* Grun., *F. exiguiformis* Lange-Bert.). Створки 20.7 мкм дл., 3.6 мкм шир., 19 штрихов в 10 мкм. Космополит, в олиготрофных, с низкой электропроводностью водоемах.

Этот типовой вид рода *Stauroforma* Flower, Jones et Round выделен из рода *Fragilaria* s. l. (Flower et al., 1996). Особенностью рода являются отсутствие двугубого выроста, сильно редуцированный или отсутствующий стернум, супротивная штриховка (Flower et al., 1996).

Staurosira construens Ehr. var. *construens* (табл. III, *14*) (= *Fragilaria construens* (Ehr.) Grun.). Створка 6.5—15.3 мкм дл., 8.6—8.8 мкм шир., 10—14 штрихов в 10 мкм. Широко распространенный таксон, в олигосапробных водоемах.

S. construens var. *binodis* (Ehr.) Hamilton (табл. III, *15*). (= *Fragilaria construens* f. *binodis* (Ehr.) Grun., *Staurosira construens* var. *binodis* (Ehr.) Bukht.). Створка 17.3—27.9 мкм дл., 3.2—8.6 мкм шир., 11—15 штрихов в 10 мкм. Распространение и экология как у типовой разновидности.

S. construens var. *venter* (Ehr.) Hamilton (табл. IV, *1*). (= *Fragilaria venter* Ehr., *F. construens* f. *venter* (Ehr.) Hust., *F. construens* var. *venter* (Ehr.) Grun., *Staurosira construens* f. *venter* (Ehr.) Bukht.). Створка 7.3—11 мкм дл., 4.2—5.3 мкм шир., 12—16 штрихов в 10 мкм. Распространение и экология, как у типовой разновидности.

S. elliptica (Schum.) Williams et Round (табл. IV, *2*, *3*). (= *Fragilaria elliptica* Schum.). Створки 4.2—9.2 мкм дл., 2.7—5.3 мкм шир., 12—18 штрихов в 10 мкм. Широко распространенный вид.

S. martyi (Hérib.) Lange-Bert. (табл. IV, *4*, *5*). (= *Opephora martyi* Hérib., *Fragilaria martyi* (Hérib.) Lange-Bert., *Martyana martyi* (Hérib.) Round). Створки 5.4—12.2 мкм дл., 2.8—5.3 мкм шир., 8—16 штрихов в 10 мкм. Космополит, в пресных водоемах с высокой электропроводностью и слегка солоноватых местообитаниях в эпипсамоне и эпифитоне.

Морфология вида подробно описана в работе A. Witkowski с соавт. (1996), в которой он рассматривается в пределах рода *Fragilaria*. Отнесение его к роду *Opephora* неправомерно из-за различий в структуре створки и обитания в пресноводных или слегка солоноватоводных биотопах в отличие от морских видов *Opephora*. Это позволило F. E. Round с соавт. (1990) описать монотипный род *Martyana* Round с видом *M. martyi*, сходный с опефороидными диатомовыми, не имеющий соединительных шипиков, но с отчетливыми поровыми полями. Однако A. Witkowski с соавт. (1996) показали, что у этого вида имеются шипики, которые могут встречаться на створке факультативно, и что по морфологии он близок к другим представителям рода *Fragilaria* s. l.

S. mutabilis (W. Sm.) Grun. (табл. IV, *6*). (= *Fragilaria pinnata* Ehr., *Odontidium mutabile* W. Sm., *Staurosirella pinnata* (Ehr.) Williams et Round). Створки 4.6—6.1 мкм дл., 3.3—5 мкм шир., 8—12 штрихов в 10 мкм. Широко распространенный вид, в пресных, слегка солоноватых водах, галофил, олигосапроб.

S. oldenburgiana (Hust.) Lange-Bert. (табл. IV, *7*). (= *Fragilaria oldenburgiana* Hust.). Створки 10.6—15.5 мкм дл., 2.6—4 мкм шир., 11—14 штрихов в 10 мкм. Распространен в северном полушарии.

S. pinnata var. *trigona* (Krasske) Lange-Bert. (табл. IV, *8*, *9*). (= *Fragilaria pacifica* var. *trigona* Brun et Hérib., *F. pinnata* var. *trigona* (Brun et Hérib.) Hust., *F. leptostauron* var. *trigona* (Krasske) Lange-Bert. et Willm., *Staurosirella pinnata* var. *trigona* (Brun et Hérib.) Kharitonow). Створка 6—10.9 мкм дл., 12—16 штрихов в 10 мкм. Широко распространенный вид, галофил, олигосапроб.

Staurosira sp. (табл. IV, *10*, *11*). Створки 11.2—15.5 мкм дл., 2.7—3.6 мкм шир., 16—21 штрихов в 10 мкм. По структуре штрихов и ареол этот таксон близок к *S. elliptica*, отличается формой створки.

При ревизии рода *Fragilaria* s. l. D. M. Williams, F. E. Round (1987) выделили кроме *Staurosira* еще 2 рода — *Staurosirella* Williams et Round и *Punctastriata* Williams et Round. При обсуждении их родового ранга H. Lange-Bertalot (1989) показал, что их признаки представляют собой континуум. Действительно, основное различие между ними заключается в строении ареол в штрихе. В роде *Staurosira* Ehr. sensu Williams et Round ареолы округлые или линейные, но небольшие в отличие от удлиненных линейных ареол в роде *Staurosirella* и пунктирных штрихов *Punctastriata*. Однако H. Lange-Bertalot (1989: Taf. III) документировал наличие всех трех типов штрихов даже на одной створке *Fragilaria leptostauron*. Для всех трех родов характерно отсутствие двугубого выроста, наличие/отсутствие или слабое развитие поровых полей, выраженный стернум. На основании этих признаков целесообразно выделение только рода *Staurosira* из *Fragilaria* s. l., состав видов в котором принят нами в соответствии с K. Krammer, H. Lange-Bertalot (2000).

Tabellaria flocculosa (Roth) Kütz. (табл. IV, *12—15*). Створки 11.3—110 мкм дл., 4.3—10 мкм шир., 13—30 штрихов в 10 мкм. Типичный для торфяных болот вид, сфагнофил, эвритермный, олигосапробный, ацидофил. Широко распространен в северных и горных районах.

Систематика этого небольшого рода остается очень проблематичной. М. М. Забелина с соавт. (1951) приводит 2 вида (исключая *T. binalis*): *T. fenestrata* (Lyngb.) Kütz. и *T. flocculosa*. Основными особенностями этих видов являются наличие четырех вставочных ободков и створки, одинаково расширенные в середине и на концах у первого вида, большее количество вставочных ободков и более расширенная средняя часть створки у второго. По данным этих авторов, оба вида имеют выраженный хиатус по размерным характеристикам (табл. 2): *T. flocculosa* является более короткой и широкой формой с меньшим количеством штрихов. Они также приводят *T. fenestrata* var. *intermedia* Grun., для которой характерно наличие более четырех вставочных ободков. Позднее, проводя ревизию представителей этого рода, H. Lange-Bertalot (1988) использовал и другой признак для их идентификации — двугубый вырост. Наличие двугубого выроста на конце одного из полюсов створки он считает характерным для *T. ventricosa* Kütz., тогда как для *T. fenestrata* и *T. flocculosa*, а также *T. quadriseptata* Knudson характерно расположение двугубого выроста в центральной зоне створки. Размерные характеристики для первых двух таксонов, приводимые H. Lange-Bertalot (1988), практически перекрывают-

ТАБЛИЦА 2

Диапазоны изменчивости основных таксономических признаков некоторых представителей рода *Tabellaria*

Виды	Длина, мкм	Ширина, мкм	Штрихи в 10 мкм	Источник
T. flocculosa	12—50	5—16	13—18	М. М. Забелина с соавт. (1951)
	6—130	3.8—8.5	13—20	H. Lange-Bertalot (1988)
	11.3—110	4.3—10	13—30	Наши данные
T. fenestrata	30—140	3—9	18—20	М. М. Забелина с соавт. (1951)
	(25)33—116	4—10	(14)17—22	H. Lange-Bertalot (1988)

ся (табл. 2). Другие отличительные особенности — отсутствие шипиков на краю створки у *T. fenestrata*, относительно большие шипики (более чем 0.5 мкм) и параллельные края створок между расширенными участками у *T. quadriseptata* — имеют небольшую таксономическую значимость.

В изученном обширном материале мы не встретили створок без шипиков, при этом разделение по размерным признакам и особенностям морфологии оказалось невозможно. Кроме того, нами обнаружено значительно большее количество штрихов в 10 мкм, ранее не отмеченное в литературе. Несомненно, что необходимо детальное изучение морфологии этих таксонов с применением популяционного подхода и использованием электронной микроскопии.

Заключение

В изученных 11 сфагновых болотах наибольшим количеством видов представлены роды *Fragilaria* (15 видов), *Staurosira* (10 видов), *Fragilariforma* (5 видов).

Во всех болотах встречается 1 вид — *Tabellaria flocculosa*. *Staurosira construens* var. *binodis* обнаружен в 6 болотах, *Asterionella ralfsii*, *Diatoma tenue* — в 5, а *Fragilaria crotonensis*, *Pseudostaurosira brevistriata*, *Staurosira construens* var. *venter* — в 4. Остальные виды встречаются более редко.

Морфология и систематика представителей фрагиляриоидных диатомовых изучены недостаточно и требуют дополнительного рассмотрения. Одним из наиболее таксономически значимых признаков является наличие или отсутствие двугубых выростов, а также их положение на створке. На этом основании мы поддерживаем разделение родов *Fragilariforma* и *Stauroforma*, а на основе сочетания других признаков — их выделение из *Fragilaria* s. l. По форме створки род *Tabellaria* отличается от *Oxyneis*. Род *Staurosira* наименее изучен, многие виды в нем трактуются неоднозначно.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке «Фонда содействия отечественной науке».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балонов И. М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. С. 87—98.

Генкал С. И. О морфологической изменчивости и таксономическом положении *Diatoma tenue* Ag. (*Bacillariophyta*) // Альгология. 2005. Т. 15. № 2. С. 149—156.

Генкал С. И., Куликовский М. С. Asterionella ralfsii (*Bacillariophyta*): морфология, экология и распространение // Бот. журн. 2003. Т. 88 № 10. С. 100—103.

Генкал С. И., Куликовский М. С. Центрические диатомовые водоросли в сфагновых болотах Приволжской возвышенности (Пензенская область) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 10. С. 45—59.

Есырева В. И. Флора водорослей р. Волги от г. Рыбинска до г. Горького // Уч. зап. МГУ. 1945. Вып. 82. Тр. Бот. сада. Кн. 5. С. 10—90.

Забелина М. М., Киселев И. А., Прошкина-Лавренко А. И., Шешукова В. С. Определитель пресноводных водорослей СССР. Диатомовые водоросли. М., 1951. Вып. 4. 618 с.

Куликовский М. С. Видовой состав и морфология пеннатных диатомовых (*Bacillariophyta*) некоторых сфагновых болот Русской равнины. 1. Род *Eunotia* // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 12. С. 1809—1817.

Стенина А. С. Диатомовые водоросли в планктоне озер мыса Костяной Нос (заповедник «Ненецкий») // Бот. журн. 2005. Т. 09. № 5. С. 669—681.

Харитонов В. Г. Представители семейства *Fragilariaceae* (*Bacillariophyceae*) в водоемах Берингии // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 11. С. 1693—1711.

Bixby R. J. Morphology, phytogeography, and systematics of the diatom genus *Hannaea* (*Bacillariophyceae*) / Ph. D. dissertation. University of Michigan. 2001. 150 p.

Bixby R. J., Jahn R. Hannaea arcus (Ehrenberg) R. M. Patrick: lectotypification and nomenclatural history // Diatom Research. 2005. Vol. 20. N 2. P. 219—226.

Bixby R. J., Edlund M. B., Stoermer E. F. Hannaea superiorensis sp. nov., an endemic diatom from the Laurentian Great Lakes // Diatom Research. 2005. Vol. 20. N 2. P. 227—240.

Cleve P. T. Diatoms from Franz-Joseph Land collected by the Harmsworth-Jackson Expedition // Bihang till Kongliga Svenska Veternskaps-Akademiens Handlingar. 1898. N 24. P. 1—26.

Flower R. A taxonomic and ecological study of diatoms from freshwater habitats in the Falkland Islands, South Atlantic // Diatom Research. 2005. Vol. 20. N 1. P. 23—96.

Flower R. J., Jones V. J., Round F. E. The distribution and classification of the problematic *Fragilaria* (*virescens* v.) *exigua* Grun. / *Fragilaria exiguiformis* (Grun.) Lange-Bertalot: a new species or a new genus? // Diatom Research. 1996. Vol. 11. N 1. P. 41—57.

Gasse F. Les diatomées lacustres plio-pléistocènes du Gadeb (Ethiopie). Systematique, paleoecologie, biostratigraphie // Revue Algologie, mém. hors-série. 1980. N 3. 249 p.

Jahn R., Kusber W.-H. Reinstatement of the genus *Ceratoneis* Ehrenberg and lectotypification of its type specimem: *C. closterium* Ehrenberg // Diatom Research. 2005. Vol. 20. N 2. P. 295—304.

Körner H. Morphologie und Taxonomie der Diatomeengattung *Asterionella* // Nova Hedwigia. 1970. Bd 20. S. 557—725.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae 3. Teil: *Centrales*, *Fragilariaceae*, *Eunotiaceae* // Süswasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart; New York, 1991. 576 p.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae 3. Teil: *Centrales*, *Fragilariaceae*, *Eunotiaceae*. Ergänzte und korrigierte 2. Auflage // Süswasserflora von Mitteleuropa. Heidelberg; Berlin, 2000. Bd 2. 599 p.

Krasske K. Zur Kieselalgenflora Südchiles // Arch. Hydrobiol. 1939. N 35. S. 349—468.

Lange-Bertalot H. Die Gattung *Tabellaria* unter besonderer Berücksichtigung von *Tabellaria ventricosa* Kützing (*Bacillariophyceae*) // Nova Hedwigia. 1988. Vol. 46. N 3—4. P. 413—431.

Lange-Bertalot H. Können *Staurosirella*, *Punctastriata* und weitere Taxa sensu Williams & Round als Gattungen der *Fragilariaceae* kritischer Prüfung standhalten? // Nova Hedwigia. 1989. Vol. 49. N 1—2. P. 79—106.

Lange-Bertalot H., Külbs K., Lauser T. et al. Diatom taxa introduced by Georg Krasske. Documentation and revision // Iconographia Diatomologica. 1996. Vol. 3. 358 p.

Le Cohu R. Fragilaria alpestris, *Opephora naveana* nov. sp. et le complexe *Synedra ulna* (*Bacillariophycees*, *Araphidinees*): morphologie et ultrastructure // Cryptogamie, Algologie. 1988. Vol. 9. N 2. P. 101—116.

Patrick R. M., Reimer C. W. The diatoms of North America exclusive of Alaska and Hawaii. Vol. 1. Monographs of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. 1966. N 13. 688 p.

Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. The Diatoms. Biology and morphology of the genera. Cambridge, 1990. 747 p.

Williams D. M. Comparative morphology of some species of *Synedra* Ehrenb. with a new definition of the genus // Diatom Research. 1986. Vol. 1. N 1. P. 131—152.

Williams D. M., Round F. E. Revision of the genus *Synedra* Ehrenb. // Diatom Research. 1986. Vol. 1. N 2. P. 313—339.

Williams D. M., Round F. E. Revision of the genus *Fragilaria* // Diatom Research. 1987. Vol. 2. N 2. P. 267—288.

Witkowski A., Lange-Bertalot H., Metzeltin D. The diatom species *Fragilaria martyi* (Heribaud) Lange-Bertalot, identity and ecology // Arch. Protistend. 1996. Bd 146. N 3—4. P. 281—292.

SUMMARY

The study of 11 sphagnous bogs has revealed 44 taxa, belonging to 11 genera of *Fragilariaceae*: *Asterionella*, *Diatoma*, *Fragilaria*, *Fragilariforma*, *Hannaeae*, *Meridion*, *Oxyneis*, *Pseudostaurosira*, *Stauroforma*, *Staurosira*, *Tabellaria*. The morphology of these taxa is described. A new status is suggested for two species. *T. flocculosa* is found in all bogs, the other species occur in fewer ecosystems.

УДК 582.232 (571.63) Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 2

© И. Н. Саватеев, Л. А. Медведева

ДИАТОМОВЫЕ (*BACILLARIOPHYTA*) ЛЕНТИЧЕСКИХ ВОДОЕМОВ ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА «БАСТАК» (ЕВРЕЙСКАЯ АВТОНОМНАЯ ОБЛАСТЬ)

I. N. SAVATEEV, L. A. MEDVEDEVA. DIATOMS (*BACILLARIOPHYTA*) FROM LENTIC RESERVOIRS OF THE STATE NATURE RESERVE «BASTAK»

Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Факс (4232) 31-01-94
E-mail: medvedeva@ibss.dvo.ru
Поступила 03.10.2006
Окончательный вариант получен 10.01.2007

Впервые изучен видовой состав диатомовых лентических водоемов заповедника «Бастак» Еврейской АО. Приведен список, включающий в себя 122 вида и 41 внутривидовой таксон, выделены доминирующие виды, дана краткая эколого-географическая характеристика видов. 3 таксона указываются впервые для Дальнего Востока.

Ключевые слова: *Bacillariophyta*, видовой состав, заповедник «Бастак», Еврейская АО, пресные лентические водоемы.

Альгологичесие исследования на территории Государственного природного заповедника «Бастак» начаты сравнительно недавно (Саватеев, Медведева, 2005).

Заповедник расположен на территории Еврейской АО к северу от г. Биробиджана на окраине горной системы Буреинского хребта, в междуречье рек Трек и Ин (рис. 1). Южная граница его проходит в 15 км от г. Биробиджана, западная — по водораздельному хребту между реками Трек, Кирга и правый Бастак. Площадь заповедника 91.7 тыс. га. Протяженность территории заповедника в широтном направлении 33.7 км, в долготном — 47.7 км (Калинин, Крюков, 2000).

Орография территории определяется вытянутыми в меридиональном направлении отрогами Буреинского хребта, постепенно переходящими в Северо-Амурскую равнину. Северо-западная часть заповедника представляет собой типичную среднегорную местность, большинство сопок с высотами 200—600 м над ур. м. имеют округлые или конусовидные вершины (самая высокая — гора Быдыр — 1207 м над ур. м.). Юго-восточная часть представляет собой равнину.

Гидрографическая сеть сложная и густая. Ключи текут в различных направлениях и входят в состав нескольких речных бассейнов. Наиболее крупные реки: Бастак, Кирга, Большой Сореннак, Глинянка. Речные долины в верхней и средней частях рек Бастак и Кирга имеют узкие днища, оконтуренные крутыми склонами. В равнинной части реки сильно петляют и имеют низкие заболоченные берега. Территория заповедника изобилует небольшими временными и постоянными водоемами, заболоченными участками.

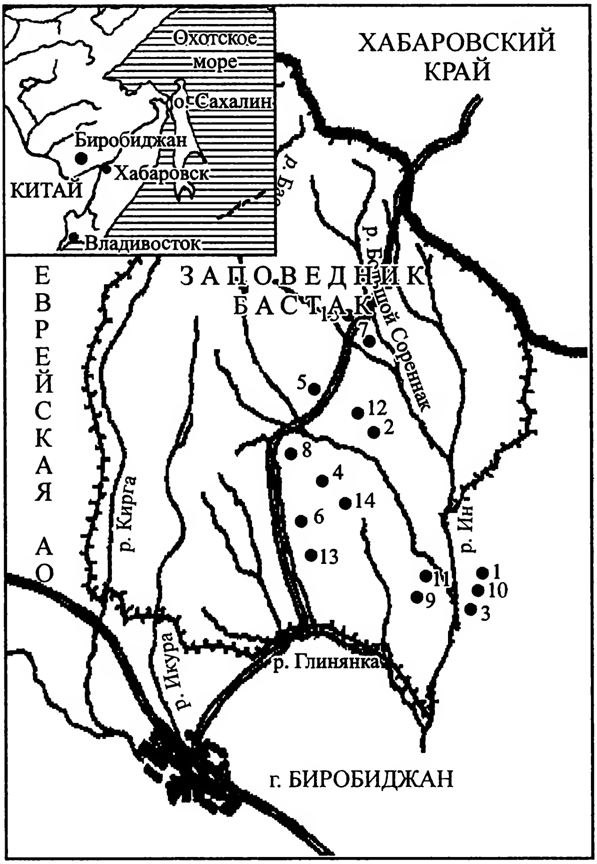


Рис. 1. Схемы расположения заповедника на территории Российского Дальнего Востока и точек отбора проб на территории заповедника «Бастак» (Еврейская автономная область).

Климат умеренный, муссонный, с холодной малоснежной зимой и теплым летом с обильными осадками. В результате проникновения далеко на юг воздушных арктических масс наблюдаются сильные морозы (до –49 °С) в декабре и январе. Сумма осадков за зимний период равна 70 мм, высота снежного покрова — 21—40 см. Низкая температура зимой и незначительный слой снежного покрова способствуют глубокому промерзанию почвы (до 260 см). В теплом полугодии выпадает бóльшая часть осадков (70—75 % годовой нормы), суточный максимум их приходится на август. Всего за лето выпадает 400—500 мм осадков. Максимум температуры воздуха приходится на июль—август (до 38 °С).

Территория заповедника «Бастак» находится на окраине переходной зоны от облесенной горной системы Буреинского хребта к почти безлесной Средне-Амурской равнине. Основной тип растительного покрова в районе — таежный, с преобладанием хвойно-широколиственных и мелколиственных лесов в сочетании с маревыми лиственничными редколесьями. В ботаническом отношении его формируют представители маньчжурской, охотской и восточносибирской флористических областей (Калинин, Крюков, 2000).

Цель настоящей работы — изучение видового разнообразия диатомовых стоячих водоемов заповедника «Бастак», проведение эколого-флористического анализа, определение качества воды водоемов по сапробности водорослей.

Материал и методика

Материалом для настоящей работы послужили сборы пресноводных водорослей, в основном перифитона, проведенные на территории заповедника «Бастак» в июле 2004 г. по общепринятым методикам (Голлербах, Полянский, 1951; Водоросли, 1989).

Всего обработано 15 альгологических проб из различных непроточных водоемов заповедника.

СПИСОК ОБСЛЕДОВАННЫХ ВОДОЕМОВ ЗАПОВЕДНИКА «БАСТАК»

1. Зарастающее озеро, расположенное в буферной зоне заповедника «Бастак», бассейн р. Ин, 3 VII 2004, выжимка мха.
2. Осоково-пушицевое болото (131 квартал), 5 VII 2004, выжимка мха.
3. Болото вблизи старичного озера в пойме р. Ин (131 квартал), 3 VII 2004, выжимка мха.
4. Сфагново-багульниковое болото (117-й квартал), 30 VI 2004, выжимка мха.
5. Безымянное озеро, расположенное около дороги, проходящей вдоль заповедника (116-й квартал), 5 VII 2004, выжимка мха.
6. Зарастающее озеро в осоково-вахтовом болоте (160-й квартал), 1 VII 2004, выжимка мха.
7. Затопленный карьер, расположенный около дороги, проходящей вдоль заповедника (39-й квартал), 8 VII 2004, обрастания камней.
8. Безымянное озеро, расположенное около дороги, проходящей вдоль заповедника (116-й квартал), 5 VII 2004, скопления водорослей.
9. Осоко-вахтово-пушицевое болото (161-й квартал), 1 VII 2004, выжимка мха.
10. Болото, расположенное в буферной зоне заповедника, 1 VII 2004, скопления водорослей.
11. Осоковое болото (159-й квартал), 1 VII 2004, выжимка мха.
12. Временный водоем, расположенный недалеко от дороги, левый берег р. Бастак (100-й квартал), 05 VII 2004, скопление водорослей у дна.
13. Осоково-кочкарное болото (160-й квартал), 1 VII 2004, выжимка мха.
14. Осоковое болото (160-й квартал), 2 VII 2004, выжимка мха.
15. Заболоченный водоем, расположенный недалеко от дороги, проходящей вдоль заповедника (48-й квартал), 8 VII 2004, обрастания.

Для определения водорослей сделаны постоянные препараты перекисным методом по Е. Свифту (Swift, 1967) в модификации С. С. Бариновой (1988). Материал определялся с помощью микроскопа Amplival (увеличения от ×120 до ×1000).

Водоросли определяли с использованием ряда определителей, атласов и монографий отечественных и зарубежных специалистов (Диатомовый анализ, 1949а, б, 1950; Забелина и др., 1951; Диатомовые водоросли СССР.., 1974, 1988, 1992; Patrick, Reimer, 1966, 1975; Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991a, b; Hartley et al., 1996; Krammer, 2000, 2002; Round et al., 1990).

В списке таксоны расположены по системе F. Round с соавт. (Round et al., 1990), за исключением рода *Hannaea* (Диатомовые.., 1988). Эколого-географические характеристики приведены по литературным данным.

Результаты

В 15 непроточных водоемах заповедника «Бастак» обнаружено 122 вида (вместе с разновидностями и формами 163 таксона) водорослей отдела *Bacillariohyta* из 3 классов, 10 порядков, 21 семейства, 36 родов (табл. 1).

Наиболее часто встречающимися в обследованных водоемах являются виды *Aulacoseira italica*, *Cocconeis placentula*, *Cymbella gracilis*, *Encyonema silesiaca*, *Eunotia bilunaris*, *E. glacialis*, *E. praerupta*, *Frustulia rhomboides*, *Gomphonema angustatum*, *G. truncatum*, *Hantzschia amphioxys*, *Navicula radiosa*, *Neidium affine*, *Nit-*

ТАБЛИЦА 1

Таксономический состав диатомовых заповедника «Бастак»

Класс	Порядок	Семейство	Род	Вид	Разновидность
Coscinodiscophyceae	*Thalassiosirales*	*Thalassiosiraceae*	*Thalassiosira*	1	—
	Aulacoseirales	*Aulacoseiraceae*	*Aulacoseira*	2	—
Fragilariophyceae	*Fragilariales*	*Fragilariaceae*	*Fragilaria*	—	1
			Hannaea	1	2
			Fragilariforma	3	—
			Staurosira	1	1
			Synedra	2	2
		Diatomaceae	*Diatoma*	2	—
			Meridion	1	1
	Tabellariales	*Tabellariaceae*	*Tabellaria*	2	—
Bacillariophyceae	*Eunotiales*	*Eunotiaceae*	*Eunotia*	23	8
			Actinella	1	—
	Cymbellales	*Cymbellaceae*	*Cynbella*	11	1
			Brebissonia	1	—
			Encyonema	2	—
		Gomphonemataceae	*Gomphonema*	10	5
			Reimeria	1	—
	Achnanthales	*Cocconeidaceae*	*Cocconeis*	1	—
		Achnanthidiaceae	*Achnanthidium*	1	—
			Planothidium	—	2
	Naviculales	*Amphipleuraceae*	*Frustulia*	1	1
		Neidiaceae	*Neidium*	5	2
		Sellaphoraceae	*Sellaphora*	1	—
		Pinnulariaceae	*Pinnularia*	21	10
			Caloneis	3	—
		Diploneidaceae	*Diploneis*	1	—
		Naviculaceae	*Navicula*	3	1
			Hippodonta	1	—
		Diadesmidaceae	*Luticola*	1	—
		Stauroneidaceae	*Stauroneis*	2	—
	Bacillariales	*Bacillariaceae*	*Hantzschia*	3	1
			Nitzschia	7	3
	Rhopalodiales	*Rhopalodiaceae*	*Rhopalodia*	1	—
			Epithemia	1	—
		Surirellaceae	*Surirella*	3	—
			Stenopterobia	2	—
			Всего	122	41

zschia linearis, *Pinnularia microstauron*, *P. viridis*, *Stauroneis phoenicenteron*, *Tabellaria fenestrata*, *T. flocculosa*.

Среди ведущих по количеству видов семейств можно выделить семейства *Eunotiaceae* и *Pinnulariaceae*, которые характерны для заболоченных лентических водоемов, имеющих подкисленную водную среду.

Систематический список обнаруженных водорослей приводится ниже.

Распределение обнаруженных водорослей по экологическим группам приведено в табл. 2. В лентических водоемах заповедника наиболее широко представлена группа бентосных диатомовых, которую составляют как донные формы, так и виды обрастаний. Планктонно-бентосные и планктонные виды встречались намного реже.

Список диатомовых водоемов заповедника «Бастак»

Цифры в скобках — номер водоема. Значком «*» отмечены виды, впервые указываемые для российского Дальнего Востока

Achnanthidium kryophila (Boye P.) Bukht. (14); *Actinella punctata* Lewis (6, 14); *Aulacoseira alpigena* (Grun.) Kram. (3); *A. italica* (Ehr.) Sim. (5, 6, 8, 14); *Brebissonia boeckii* (Ehr.) O'Meara (6, 14); *Caloneis molaris* (Grun.) Kram. (14); *C. silicula* (Ehr.) Cl. (8); *C. sublinearis* (Grun.) Kram. (15); *Cocconeis placentula* Ehr. (15); *Cymbella affinis* Kütz. (4); *C. amphicephala* Näg. (3, 8); *C. amphioxys* (Kütz.) Cl. (9, 11); *C. aspera* (Ehr.) Cl. (10); *C. gracilis* (Rabenh.) Cl. (5, 7, 8, 10, 12, 14); *C. heteropleura* var. *minor* Cl. (3, 8, 13, 14); *C. hybrida* Grun. (10); *C. lanceolata* (Ehr.) Kirch. (9); *C. naviculiformis* Auersw. (15); *_C. neocistula_ Kram. (2, 14, 15); *C. paucistriata* A. Cl. (1); *C. tumida* (Bréb.) V. H. (2, 3, 7, 8, 10, 13, 15); *Diatoma hiemale* (Lyngb.) Hieb. (2, 8); *D. mesodon* (Ehr.) Kütz. (15); *Diploneis ovalis* (Hilse) Cl. (11, 15); *Encyonema perpusilla* (A. Cl.) Mann (3); *E. silesiaca* (Bleisch.) Mann (1, 3, 5, 7, 8, 10, 11); *Epithemia adnata* (Kütz.) Bréb. (4, 6, 11, 15); *Eunotia arcus* Ehr. (7, 14); *E. bilunaris* (Ehr.) Mills var. *bilunaris* (1—3, 5, 7—15); *E. bilunaris* var. *capitata* (Grun.) Kharitonov (13); *E. bilunaris* var. *mucophila* Lange-Bertalot et Nörp. (8, 14); *E. diodon* Ehr. (4, 14); *E. exigua* (Bréb.) Rabenh. (2, 4—11, 13—15); *E. faba* (Ehr.) Grun. (9, 14); *E. fallax* A. Cl. var. *fallax* (3, 15); *E. fallax* var. *groenlandica* (Grun.) Lange-Bertalot et Nörp. (3, 4, 6, 14); *E. formica* Ehr. (14, 15); *E. hexaglyphis* Ehr. (13); *E. glacialis* Meist. (1, 3—7, 9—15); *E. minor* (Kütz.) Grun. (15); *E. monodon* Ehr. (4, 8, 9, 13—15); *E. naegelii* Mig. (7); *E. nymanniana* Grun. (9); *E. paludosa* var. *trinacria* (Krasske) Nörp. (2, 9); *E. parallela* Ehr. (11, 15); *E. pectinalis* (Dillw.? Kütz.) Rabenh. var. *pectinalis* (1, 3, 5, 7, 8, 14); *E. pectinalis* var. *undulata* Ralfs (5, 7, 8); *E. polydentula* Brun (10, 13); *E. praerupta* Ehr. var. *praerupta* (6, 7, 9—11, 13, 15); *E. praerupta* var. *bidens* (Ehr.) Grun. (1, 3, 12—15); *E. septentrionalis* Østr. (10, 11, 13, 15); *E. serra* Ehr. (1, 2, 6, 9—11, 13); *E. sudetica* O. Müll. (4, 5, 7, 8); *E. suecica* A. Cl. (12, 15); *E. tenella* (Grun.) A. Cl. (2, 13); *E. veneris* (Kütz.) D. T. (3, 6, 8, 10, 14); *_E. zygodon_ Ehr. var. *zygodon* (6, 10, 14); *_E. zygodon_ var. *elongata* Hust. (6, 10, 13, 14); *Fragilaria virescens* var. *mesolepta* Schönf. (8); *Fragilariforma bicapitata* (Mayer) Williams et Round (14); *F. constricta* (Ehr.) Williams et Round (1, 6, 9—11, 14); *F. virescens* (Ralfs) Williams et Round (6); *Frustulia rhomboides* (Ehr.) D. T. var. *rhomboides* (1—15); *F. rhomboides* var. *amphipleuroides* Grun. (9); *Gomphonema acuminatum* Ehr. var. *acuminatum* (5—8, 14); *G. acuminatum* var. *coronatum* (Ehr.) Rabenh. (5, 7, 12, 13); *G. angustatum* (Kütz.) Rabenh. var. *angustatum* (1, 5, 7, 8, 12, 14, 15); *G. angustatum* var. *linearis* Hust. (10); *G. angustatum* var. *undulatum* Grun. (15); *G. clavatum* Ehr. (5, 8, 14, 15); *G. gracile* Ehr. (12—14); *G. hebridense* Greg. (6); *G. lagerheimii* A. Cl. (8—10, 13, 14); *G. parvulum* (Kütz.) var. *parvulum* (5, 8, 13); *G. parvulum* var. *lagenulum* (Kütz.? Grun.) Hust. (12, 15); *G. parvulum* var. *subellipticum* Cl. (8); *G. productum* (Grun.) Lange-Bertalot et Reich. (1, 3); *G. subtile* Ehr. (5, 8, 14); *G. truncatum* Ehr. (3, 6, 7, 8, 14); *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun. var. *amphioxys* (5, 6, 8, 10, 13, 14); *H. amphioxys* f. *capitata* O. Müll. (5, 7, 10—15); *H. elongata* (Hantzsch) Grun. (10); *H. vivax* (W. Sm.) Perag. (7, 14); *Hannaea arcus* (Ehr.) Patr. var. *arcus* (7); *H. arcus* var. *amphioxys* (Rabenh.) Patr. (3, 7, 12); *H. arcus* var. *linearis* (Holmboe) Ross (10); *Hippodonta capitata* (Ehr.) Lange-Bertalot, Metz. et Witk. (14); *Luticola goeppertiana* (Bleisch) Mann (13); *Meridion circulare* (Grev.) Ag. var. *circulare* (2, 12, 15); *M. circulare* var. *constrictum* (Ralfs) V. H. (8, 10, 14, 15); *Navicula amphibola* Cl. (15); *N. cryptocephala* var. *lata* Poretzky et Anissimova (2); *N. placenta* Ehr. (9); *N. radiosa* Kütz. (7, 8, 13); *Neidium affine* (Ehr.) Pfit. (4, 6—10, 11, 13, 14); *N. ampliatum* (Ehr.) Kram. (1, 3, 9, 14); *N. bisulcatum* (Lagerst.) Cl. (15); *N. dubium* (Ehr.) Cl. (6); *N. iridis* f. *vernale* Reich. (11—14); *N. iridis* var. *diminutum* (Pant.) Wisl. et Kolbe (14); *N. productum* (W. Sm.) Cl. (3, 6, 9); *Nitzschia angustata* var. *producta* Pant. (1); *N. brevissima* Grun. (15); *N. capitellata* var. *tenuirostris* (Grun.) Bukht. (11); *N. dissipata* (Kütz.) Grun. (9, 10, 15); *N. frustulum* (Kütz.) Grun. var. *frustulum* (13); *N. frustulum* var. *asiatica* Hust. (1); *N. linearis* (Ag.) W. Sm. (7, 15); *N. palea* (Kütz.) W. Sm. (5, 7, 12, 13); *N. paleacea* (Grun.) Hust. (15); *N. vermicularis* (Kütz.) Hantzsch (10); *Pinnularia acrosphaeria* Rabenh. (8); *P. angusta* (Cl.) Kram. var. *angusta* (8); *P. angusta* var. *rostrata* Kram. (5, 13); *P. appendiculata* (Ag.) Cl. (4); *P. borealis* Ehr. (6, 7, 10, 13, 15); *P. braunii* (Greg.) Cl. (10, 12, 13); *P. brevicostata* Cl. var. *brevicostata* (1, 2, 4, 6, 9—12); *P. brevicostata* var. *leptostauron* Cl. (3); *P. divergens* W. Sm. var. *divergens* (1); *P. divergens* var. *elliptica* Grun. (3); *P. divergens* var. *undulata* (Herib. et Perag.) Hust. (3, 14); *P. episcopalis* Cl. (12, 14); *P. gibba* Ehr. var. *gibba* (1, 3, 6, 10—13, 15); *P. gibba* f. *subundulata* A. Mayer (8); *P. gibba* var. *linearis* Hust. (3, 6, 8, 10, 15); *P. hemiptera* (Kütz.) Rabenh. (13); *P. interrupta* W. Sm. f. *interrupta* (2, 5, 8, 15); *P. interrupta* f. *minutissima* Hust. (6); *P. major* (Kütz.) Rabenh. (4, 8, 9, 13—15); *P. macilenta* (Ehr.) Cl. (1); *P. microstauron* (Ehr.) Cl. (3, 6, 7, 9, 11, 13); *P. nodosa* (Ehr.) W. Sm. (9, 10, 12, 14, 15); *P. rupestris* Hantzsch (9); *P. stomatophora* (Grun.) Cl. (11, 14); *P. streptoraphe* var. *minor* Cl. (10); *P. submicrostauron* Schor. (9); *P. subrupestris* var. *cuneata* Kram. (3, 15); *P. substreptoraphe* Kram. (14); *P. viridiformis* Kram. (3, 8, 10); *P. viridis* (Nitzsch) Ehr. var. *viridis* (1, 3, 5, 6, 8—15); *P. viridis* var. *elliptica* Meist. (1); *Planothidium lanceolatum* f. *ventricosa* (Hust.) Bukht. (15); *P. lanceolatum* var. *hyanaldii* (Schaar.) Bukht. (15); *Reimeria sinuata* (Greg.) Koc. et Stoer. (9); *Rhopalodia gibba* (Ehr.) O. Müll. (5, 6, 8, 12, 15); *Sellaphora pupula* (Kütz.) Mann (10); *Stauroneis anceps* Ehr. (8—10, 12, 14, 15); *S. phoenicenteron*

(Nitzsch) Ehr. (1, 3, 6, 7, 10—15); *Staurosira construens* Ehr. var. *construens* (5, 6); *S. construens* var. *binodis* (Ehr.) Hamilt. (8); *Stenopterobia capitata* (Font.) Lange-Bertalot et Metz. (5, 6, 10, 12, 14); *S. curvula* (W. Sm.) Kram. (1, 3, 6, 9, 13); *Surirella angusta* Kütz. (14); *S. linearis* W. Sm. (15); *S. tenera* Greg. (15); *Synedra inaequalis* H. Kob. (14); *S. ulna* (Nitzsch) Ehr. var. *ulna* (5, 11, 13, 15); *S. ulna* var. *amphirhynchus* (Ehr.) Grun. (8); *S. ulna* var. *danica* (Kütz.) Grun. (5, 14); *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz. (3—15); *T. flocculosa* (Roth) Kütz. (1—8, 10, 12—15); *Thalassiosira* sp. (1).

По категориям галобности (табл. 2) наиболее многочисленна группа индифферентов. К ним относятся такие массовые виды, как *Aulacoseira italica*, *Cymbella amphioxys*, *Fragilariforma constricta*, *Gomphonema angustatum*, *Navicula radiosa*, *Neidium affine*, *Pinnularia viridis*, *Stauroneis phoenicenteron*. Группа галофобов занимает второе место и наряду с индифферентными видами составляет основу альгологических группировок в водоемах заповедника. Среди них можно назвать *Cymbella gracilis*, *Eunotia bilunaris*, *E. faba*, *E. glacialis*, *E. monodon*, *E. serra*, *Frustulia rhomboides*, *Meridion circulare*, *Tabellaria fenestrata*, *T. flocculosa*. Галофилов — 6 видов: *Cocconeis placentula*, *Hippodonta capitata*, *Nitzschia frustulum* var. *asiatica*, *N. brevissima*, *Pinnularia appendiculata*, *Sellaphora pupula*.

По отношению к pH среды на первом месте в альгофлоре водоемов заповедника стоят виды-индифференты. Это — *Cymbella amphioxys*, *C. gracilis*, *Eunotia bilunaris*, *Navicula radiosa*, *Pinnularia nodosa*, *Stauroneis phoenicenteron*. Второе место занимают ацидофилы, предпочитающие слабокислые воды: *Actinella punctata*, *Eunotia faba*, *E. monodon*, *E. serra*, *Frustulia rhomboides*, *Pinnularia interrupta*, *Tabellaria*

ТАБЛИЦА 2

Распределение водорослей
по экологическим и географическим группам

Группы	Всего таксонов	Доля, %
Экологические группы		
Местообитание		
Планктонные	3	1.9
Планктонно-бентосные	7	4.3
Бентосные	111	68.5
Нет данных	42	25.3
Галобность		
Галофилы	6	3.7
Индифференты	91	55.9
Галофобы	33	20.2
Нет данных	33	20.2
Отношение к pH		
Алкалибионты	11	6.7
Алкалифилы	24	14.7
Индифференты	52	32.0
Ацидофилы	35	21.5
Нет данных	41	25.1
Географические группы		
Широко распространенные	61	48
Бореальные	37	28
Арктоальпийские	31	24

fenestrata и др. На третьем месте — виды алкалифилы, предпочитающие слабощелочные воды: *Cocconeis placentula*, *Cymbella lanceolata*, *Fragilariforma constricta*, *Gomphonema angustatum*, *Hannaea arcus*, *Neidium affine*, *Synedra ulna* и др. Алкалибионты, для которых оптимальными являются щелочные воды, насчитывают 11 видов. Это: *Aulacoseira italica*, *Gomphonema acuminatum*, *Rhopalodia gibba*.

Предпринятая нами попытка охарактеризовать альгофлору по составу географических элементов основана на неполных и зачастую разноречивых литературных сведениях о видах.

Для 129 видов и внутривидовых таксонов известна географическая характеристика (табл. 2). Наибольшее число таксонов принадлежит к группе широко распространенных (космополитных) видов. Среди массовых видов к ним относятся *Cocconeis placentula*, *Eunotia bilunaris*, *E. glacialis*, *E. monodon*, *Gomphonema angustatum*, *Navicula radiosa*, *Pinnularia viridis*, *Stauroneis phoenicenteron*, *Tabellaria fenestrata*.

Второй по величине является группа бореальных видов: *Cymbella affinis*, *Eunotia sudetica*, *Gomphonema lagerheimii*, *Neidium affine*, *Surirella angusta*. К группе арктоальпийских видов относятся такие виды, как *Actinella punctata*, *Brebissonia boeckii*, *Cymbella amphioxys*, *C. gracilis*, *Eunotia faba*, *Frustulia rhomboides*, *Pinnularia nodosa*, *Tabellaria flocculosa*.

Проведенный анализ качества воды обследованных водоемов по составу водорослей-индикаторов сапробности (Баринова, Медведева, 1996) показал, что большинство водоемов заповедника «Бастак» обладает водами II класса чистоты с разрядами качества очень чистая и вполне чистая (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Доминирующие виды водоемов заповедника «Бастак»

№	Водоем	Доминирующие виды водоема	Степень сапробности
1	Зарастающее озеро (буферная зона)	*Eunotia glacialis* (hb, ind)	o
2	Болото (131-й квартал)	*Eunotia bilunaris* (hb, ind), *Frustulia rhomboides* (hb, acf)	χ-β
3	Болото в пойме р. Ин (буферная зона)	*Stauroneis phoenicenteron* (i, ind)	o
4	Болото (117-й квартал)	*Frustulia rhomboides* (hb, acf)	χ-β
5	Безымянное озеро (116-й квартал)	*Tabellaria fenestrata* (hb, acf)	o
6	Зарастающее озеро (160-й квартал)	*Actinella punctata* (—, acf)	o
7	Затопленный карьер (39-й квартал)	*Gomphonema acuminatum* var. *coronatum* (i, alb), *G. truncatum* (i, alb)	β-o
8	Безымянное озеро (116-й квартал)	*Gomphonema angustatum* (i, alf), *Rhopalodia gibba* (i, alb)	o-β
9	Болото (161-й квартал)	*Cymbella amphioxys* (i, ind)	χ-β
10	Болото (буферная зона)	*Eunotia faba* (hb, acf)	o-β
11	Болото (159-й квартал)	*Tabellaria fenestrata* (hb, acf)	o
12	Временный водоем (110-й квартал)	*Eunotia bilunaris* (hb, ind), *Stauroneis phoenicenteron* (i, ind)	o
13	Болото (160-й квартал)	*Fragilariforma constricta* (i, alb)	o
14	Болото (160-й квартал)	*Eunotia bilunaris* (hb, ind)	o
15	Заболоченный участок леса (48-й квартал)	*Eunotia bilunaris* (hb, ind)	o

Примечание. В скобках обозначается галобность видов и их отношение к pH. Галобность: hb — галофобы, i — индифференты; отношение к pH: acf — ацидофилы; ind — индифференты, alf — алкалифилы, alb — алкалибионты; степень сапробности: o — олигосапробная, o-β — олиго-бетамезосапробная, β-o — бета-олигомезосапробная, χ-β — ксено-бетамезосапробная.

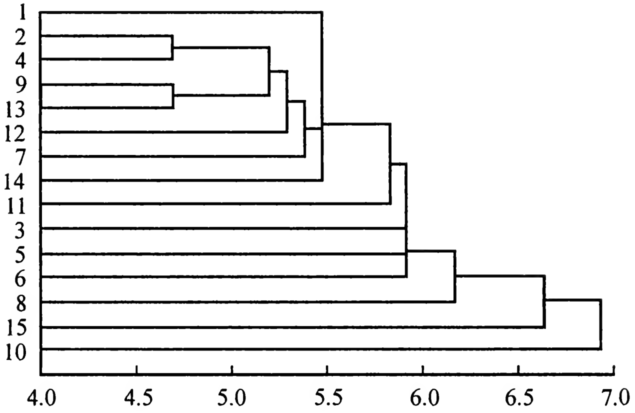


Рис. 2. Дендрограмма флористического сходства лентических водоемов заповедника «Бастак». По оси абсцисс — расстояние Евклида, по оси ординат — номера водоемов.

Анализ флористического сходства между водоемами заповедника «Бастак», полученный при помощи статистической обработки в программе STATISTICA 6.0, показал, что в целом отмечается равномерное распределение видов по исследованным водоемам, что свидетельствует об однородности альгофлоры водоемов заповедника вследствие их сходной гидрологии (рис. 2).

Новыми для территории российского Дальнего Востока являются виды *Eunotia zygodon*, *E. zygodon* var. *elongata*, а также *Cymbella neocistula*, выделенная Краммером из комплекса *Cymbella cistula* (Krammer, 2002). Выявлен редкий вид *Actinella punctata*, который приводился немногими авторами для водоемов юга Дальнего Востока и отмечался как экзотический вид. Он был обнаружен в озерах Первое Золотое (Баринова, Медведева, 1989), Карасье (Журкина, Кухаренко, 1974), Майорское (Харитонов, 1981), Ханка (Скворцов, 1929; Воронихин, 1936; Жузе, 1952). Интересны находки видов *Stenopterobia curvula* и *S. capitata*, которые были отмечены для водотоков и озер южной части Дальнего Востока — в Комсомольском заповеднике (Баринова, Медведева, 1989), Сихотэ-Алинском заповеднике (Медведева, 1986), водотоках рек Раздольная и Комаровка (Кухаренко и др., 1984), так и для Крайнего Севера — оз. Эльгыгытгын (Харитонов, 1980).

Благодарности

Авторы признательны за помощь при сборе материала администрации и сотрудникам Государственного природного заповедника «Бастак».

Работа была выполнена при частичной финансовой поддержке Отделения биологических наук РАН, грант «Функционирование речных экосистем в условиях муссонного климата» (2006—2008 гг.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баринова С. С. Полиморфизм соединительных структур диатомовых водорослей // Эволюционные исследования. Вавиловские темы. Владивосток, 1988. С. 110—122.

Баринова С. С., Медведева Л. А. Водоросли // Грибы, лишайники, водоросли и мохообразные Комсомольского заповедника (Хабаровский край). Владивосток, 1989. С. 66—70.

Баринова С. С., Медведева Л. А. Атлас водорослей-индикаторов сапробности (российский Дальний Восток). Владивосток, 1996. 336 с.

Водоросли. Справочник / Под ред. С. П. Вассер, Н. В. Кондратьева, Н. П. Масюк и др. Киев, 1989. 608 с.

Воронихин Н. Н. Обзор альгологических исследований Дальневосточного края // Вестн. ДВФ СО АН СССР. 1936. Т. 21. № 1. С. 49—61.

Голлербах М. М., Полянский В. И. Пресноводные водоросли и их изучение. Общая часть. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 1. М., 1951. 200 с.

Диатомовый анализ. Определитель ископаемых и современных диатомовых водорослей / Под ред. А. Н. Криштофовича Л., 1949а. Кн. 1. 239 с.; 1949б. Кн. 2. 461 с.; 1950. Кн. 3. 635 с.

Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Л., 1974. Т. 1. 403 с.; 1988. Т. 2. Вып. 1. 116 с.; СПб., 1992. Т. 2. Вып. 2. 125 с.

Жузе А. П. К истории диатомовой флоры озера Ханка // Тр. Ин-та географии. Владивосток, 1952. С. 226—252.

Журкина В. В., Кухаренко Л. А. Пресноводные диатомовые водоросли Хасанского района Приморского края // Тр. Биол.-почв. ин-та. Владивосток, 1974. С. 17—28.

Забелина М. М., Киселев И. А., Прошкина А. И., Шешукова В. С. Диатомовые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 4. М., 1951. 620 с.

Калинин А. Ю., Крюков В. Х. Государственный природный заповедник «Бастак» // Вестн. ДВО РАН. 2000. № 3. С. 27—32.

Кухаренко Л. А., Медведева Л. А., Баринова С. С. Водоросли // Флора Верхнеуссурийского стационара (Южный Сихотэ-Алинь). Владивосток, 1984. С. 5—22.

Медведева Л. А. Альгофлора озера Голубичного (Сихотэ-Алинский заповедник) // Флора и систематика споровых растений Дальнего Востока. Владивосток, 1986. С. 22—35.

Саватеев И. Н., Медведева Л. А. Предварительные сведения о диатомовых водорослях некоторых водотоков заповедника «Бастак» // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток, 2005. Вып. 3. С. 237—245.

Скворцов Б. В. Диатомовые водоросли оз. Ханка // Матер. по изучению водорослей Приморской области. Зап. Южно-Уссур. Отд. Гос. Русск. геогр. о-ва. 1929. № 3. С. 3—66.

Харитонов В. Г. Диатомовые водоросли озера Эльгыгытгын (Анадырский район) // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 11. С. 1622—1628.

Харитонов В. Г. Диатомовые водоросли озера Майорского (Анадырский район) // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 4. С. 542—549.

Hartley B., Barber H. G., Carter J. R. An Atlas of British Diatoms / Ed. by P. A. Sims. Bristol, 1996. 602 p.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 1: *Naviculaceae.* Jena, 1986. 876 S.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 2: *Bacillariaceae*, *Epithemiaceae*, *Surirellaceae.* Stuttgart; New York, 1988. 596 S.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 3: *Centrales*, *Fragilariaceae*, *Eunotiaceae.* Stuttgart; Jena, 1991a. 576 S.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 4: *Achnanthaceae*, *Navicula* und *Gomphonema.* Stuttgart; Jena, 1991в. 438 S.

Krammer K. Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats. Volume 1: The genus *Pinnularia.* A. R. G. Gantner Verlag K. G., 2000. 703 p.

Krammer K. Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats. Volume 3: The genus *Cymbella.* A. R. G. Gantner Verlag K. G., 2002. 584 p.

Patrick R., Reimer Ch. W. The diatoms of the United State. Volume 1: *Fragilariaceae*, *Eunotiaceae*, *Achnanthaceae*, *Naviculaceae.* Monographs of The Academy of Natural Science of Philadelphia, 1966. 688 p.

Patrick R., Reimer Ch. W. The diatoms of the United State. Volume 2, Part 1: *Entomoneidaceae*, *Cymbellaceae*, *Gomphonemataceae*, *Epithemiaceae.* Monographs of The Academy of Natural Science of Philadelphia, 1975. 213 p.

Round F., Crawford R., Mann D. The diatoms. Biology et morphology of genera. Cambridge, New York, Port Chester, Melbourne, Sydney: Cambridge University, 1990. 747 p.

Swift E. Cleaning diatoms frustules with ultraviolet radiation and peroxide // Phycologia. 1967. Vol. 6. N 2—3. P. 161—163.

SUMMARY

For the first time, the results a study of specific composition of diatoms of lentic reservoirs of the Nature Reserve «Bastak» (Jewish Autonomous Region, Russian Far East) are presented. The list numbers 163 algae species of *Bacillariophyta.* Dominant species are distinguished, a brief ecological-geographical characteristic is given. 3 taxa are reported for the first time from the Far East.

УДК 582.32(571.6) Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 2

© Л. В. Бардунов,[1] В. Я. Черданцева,[2] В. А. Бакалин[2]

СУБТРОПИЧЕСКИЕ ВИДЫ В БРИОФЛОРЕ ЮЖНОЙ ЧАСТИ РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

I. V. BARDUNOV, V. Ya. CHERDANTSEVA, V. A. BAKALIN. SUBTROPICAL SPECIES IN THE BRYOFLORA OF THE SOUTHERN RUSSIAN FAR EAST

[1] Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
664033 Иркутск-33, аб. ящик 317
Тел. 42-82-56
E-mail: herbar@sifibr.irk.ru
[2] Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159
Тел. 31-04-62
Факс (4232) 310-193
E-mail: cryptogamy@ibss.dvo-ru

Поступила 17.04.2007
Окончательный вариант получен 13.07.2007

Проанализированы экология и распространение субтропических бриофитов (27 видов печеночников и 49 мхов), встречающихся на юге российского Дальнего Востока. Отмечены их сравнительно высокий процент (9 % печеночников и 8 % мхов), органичное включение в неморальную бриофлору, отсутствие изолированности южно-дальневосточных местонахождений большинства видов от основных участков ареалов, тяготение к местообитаниям с относительно хорошей теплообеспеченностью.

Ключевые слова: субтропические виды, мхи, печеночники, южная часть российского Дальнего Востока.

Первым к вопросам ботанической географии российского Дальнего Востока на бриологическом материале обратился А. С. Лазаренко. В своих ранних работах он (Лазаренко, 1933, 1936) рассматривает виды *Taxiphyllum taxirameum* и *Herpetineuron toccoae* как тропические, в более поздних работах (Лазаренко, 1944, 1956) эти и другие наиболее южные виды им принимаются как неморальные (в составе особой группы тропогенных видов). Виды субтропические им не упоминаются.

О присутствии субтропических видов в бриофлоре Дальнего Востока и Сибири впервые упомянул И. И. Абрамов (1969), правда, не назвав ни одного представителя. Несколькими годами позже И. И. Абрамов и А. Л. Абрамова (1975) привели список видов мхов, которые они считали тропическими. К обнародованным ранее Лазаренко тропическим видам *Herpetineuron toccoae* и *Taxiphyllum taxirameum* они добавили *Thuidium cymbifolium* и *T. pristocalyx* (=*T. glaucinum*). В той же работе авторы отмечают, что во флоре печеночников Дальнего Востока значительную часть составляют восточноазиатские, в основном субтропические виды. В отношении мхов, по их мнению, вырисовывается сходная картина.

В бриофлоре юга российского Дальнего Востока действительно велика роль восточноазиатских видов. Но утверждать, что эти виды «в основном» субтропические, нет оснований. Субтропические виды среди восточноазиатских печеночников и мхов, как показали дальнейшие исследования, составляют меньшинство. Большинство восточноазиатских мохообразных здесь — виды неморальные. В то же время субтропические виды встречаются не только среди восточноазиатских.

В процитированных выше работах впервые был поставлен вопрос о зональной природе наиболее южных для юга российского Дальнего Востока видов мохообразных. Вначале часть этих видов трактовалась как тропические, затем как неморальные и тропогенные. При этом, что касается субтропических видов, то ни один из них не был назван (ни среди мхов, ни среди печеночников), что делало обсуждение вопроса невозможным.

В работах А. В. Бардунова и В. Я. Черданцевой (1980, 1984) были впервые и довольно подробно рассмотрены субтропические виды во флоре мхов Южного Приморья (южной части Приморского края к югу от широты г. Дальнегорска). Было отмечено сравнительно высокое их представительство (чуть меньше 6 % от всего числа видов мхов региона), охарактеризованы их распространение и экология (при этом подчеркнуто заметное тяготение части субтропических видов к местообитаниям с повышенной теплообеспеченностью), отмечено довольно органичное включение субтропических видов в неморальную флору мхов.

За истекшие годы после выхода первой работы названных авторов бриологическая изученность юга российского Дальнего Востока существенно продвинулась. Результаты многолетних исследований отражены в ряде публикаций (Бардунов, Черданцева, 1984; Гамбарян, 1992; Гамбарян, Черданцева, 1998; Черданцева, Бардунов, Гамбарян, 1984; Черданцева, Гамбарян, 1986; Ignatov, Czetdantseva, 1995; Magill, Czerdantseva, 1995; Ignatov et al., 2000, и др.). Это позволяет нам на новом уровне и в гораздо больших масштабах рассмотреть вопрос о субтропических видах в бриофлоре всего юга российского Дальнего Востока, не ограничиваясь, как было раньше, только Южным Приморьем и только мхами.

Под югом (или южной частью) российского Дальнего Востока (РДВ) мы понимаем территории Приморского и юга Хабаровского краев, Еврейской автономной области, Амурской и Сахалинской (Сахалин и Южные Курильские острова) областей, в основном в пределах Восточноазиатской флористической области в понимании А. Л. Тахтаджяна (1978) (Маньчжурская и Сахалино-Хоккайдская провинции). В пределах России эта часть названной области преимущественно лесная, неморальная, с преобладанием хвойно-широколиственных лесов.

Нами на рассматриваемой территории выявлено 49 субтропических видов мхов, что составляет 8 % от общего числа видов (всего на юге РДВ произрастает около 600 видов) и 27 видов печеночников, или 9 % от общего числа.

К субтропическим мы относим виды, основная часть ареала которых приходится на субтропическую зону. Северная граница ареала нередко в той или иной степени выходит за пределы субтропиков. При этом внесубтропические местонахождения часто сколько-нибудь значительно от собственно субтропических не изолированы и составляют с ними одно целое. Некоторые из таких видов встречаются значительно севернее субтропиков (в том числе 3 вида — даже на юге Сибири). Довольно значительное число субтропических видов широко и далеко заходит в тропическую зону. Часть их, впрочем, тяготеет здесь к сравнительно высоким гипсометрическим отметкам.

Приводим список видов мохообразных, которые могут рассматриваться как субтропические и которые произрастают в южной части российского Дальнего Востока. Названия видов мхов в основном даны по Z. Iwatsuki (2004), печеночников — по «Списку печеночников территории бывшего СССР» (Konstantinova et al., 1992).

Hepaticae

Aytoniaceae: *Asterella leptophylla* (Mont.) Grolle; *Plagiochasma japonicum* (Steph.) C. Massal.; *Pallaviciniaceae*: *Hattorianthus erimonus* (Steph.) R. M. Schust. et Inoue; *Allisoniaceae*: *Calycularia crispula* Mitt.; *Lepidoziaceae*: *Bazzania japonica* (Sande Lac.) Lindb.; *Lophoziaceae*: *Plicanthus birmensis* (Steph.) R. M. Schust.; *Calypogeiaceae*: *Metacalypogeia cordifilia* (Steph.) Inoue; *Cepha-*

loziaceae: *Iwatsukia jishibae* (Steph.) N. R. Kitag.; *Cephaloziellaceae*: *Cephaloziella spinicaulis* Douin; *Neotrichocoleaceae*: *Trichocoleopsis sacculata* (Mitt). Okam.; *Radulaceae*: *Radula japonica* Gottsche in Steph.; *Porellaceae*: *Macvicaria ulophylla* (Steph.) S. Hatt.; *Porella densifilia* (Steph.) S. Hatt.; *P. caespitans* (Steph.) S. Hatt.; *P. grandiloba* Lindb.; *Jubulaceae*: *Frullania appendiculata* Steph.; *F. inflata* Gottsche, Lindenb. et Nees; *F. diversitexta* Steph.; *F. taradakensis* Steph.; *F. muscicola* Steph.; *Jubula japonica* Steph.; *Lejeuneaceae*: *Cololejeunea japonica* (Schiffn.) S. Hatt. in Mizut.; *C. ornata* A. Evans.; *C. subkodamae* Mitt.; *Lejeunea japonica* Mitt.; *Trocholejeunea sandvicensis* (Gottsche) Mizut.

Musci

Polytrichaceae: *Pogonatum inflexum* (Lindb.) Sande Lac.; *P. spinulosum* Mitt.; *Fissidentaceae*: *Fissidens nobilis* Griff.; *F. teysmannianus* Dozy et Molk. (=*F. adelphinus* Besch.[3]); *Pottiaceae*: *Hyophila involuta* (Hook.) A. Jaeger; *Scopelophila ligulata* (Spruce) Spruce; *Ptychomitriaceae*: *Ptychomitrium sinense* (Mitt.) A. Jaeger; *Bryaceae*: *Brachymenium nepalense* Hook. (=*B. nepalense* var. *clavulum* (Mitt.) Ochi); *Mniaceae*: *Trachycystis microphylla* (Dozy et Molk.) Lindb.; *Orthotrichaceae*: *Drummondia sinensis* Müll. Hal. var. *ussuriensis* (Broth.) Vitt; *Macrocoma tenuis* (Hook. et Grev.) Vitt. ssp. *sullivantii* (Müll. Hal.) Vitt. (=*Macromitrium hymenostomum* auct. non Mont.); *Macromitrium japonicum* Dozy et Molk.; *Leucodontaceae*: *Dozya japonica* Sande Lac.; *Cryphaeaceae*: *Forsstroemia cryphaeoides* Cardot; *F. japonica* (Besch.) Paris; *F. trichomitria* (Hedw.) Lindb.; *Neckeraceae*: *Homaliadelphus laevidentatus* (S. Okamura) Z. Iwats.; *Neckera yezoana* Besch.; *Hypopterygiaceae*: *Hypopterygium flavolimbatum* Müll. Hal. (=*H. japonicum* Mitt.); *Meteoriaceae*: *Meteorium buchananii* (Brid.) Broth.; *Theliaceae*: *Fauriella tenuis* (Mitt.) Cardot; *Fabroniaceae*: *Schwetschkeopsis fabronia* (Schwägr.) Broth.; *Leskeaceae*: *Lindbergia duthiei* (Broth.) Broth.; *Okamuraea brachydictyon* (Cardot) Nog.; *Pseudoleskeopsis zippelii* (Dozy et Molk.) Broth.; *Anomodontaceae*: *Anomodon giraldii* Müll. Hal.; *Herpetineuron toccoae* (Sull. et Lesq.) Cardot; *Thuidiaceae*: *Boulaya mittenii* (Broth.) Cardot; *Bryochenea vestitissima* (Besch.) Touw (=*Thuidium vestitissimum* Besch.); *Bryonoguchia molkenboeri* (Sande Lac.) Z. Iwats. et Inoue; *Haplocladium strictulum* (Cardot) Reimers; *Miyabea fruticella* (Mitt.) Broth.; *M. rotundifolia* Cardot; *Pelekium versicolor* (Müll. Hal.) Touw (=*Thuidium bipinnatulum* Mitt.); *Thuidium cymbifolium* (Dozy et Molk.) Dozy et Molk.; *T. kanedae* Sakurai; *T. subglaucinum* Cardot; *T. submicropteris* Cardot; *T. pristocalyx* (Müll. Hal.) A. Jaeger (=*Th. glaucinum* (Mitt.) Bosch et Sande Lac.); *Brachytheciaceae*: *Homalothecium laevisetum* Sande Lac.; *Entodontaceae*: *Entodon flavescens* (Hook.) A. Jaeger; *E. giraldii* Müll. Hal.; *E. luridus* (Griff.) A. Jaeger; *Sematophyllaceae*: *Brotherella henonii* (Duby) M. Fleisch.; *Hypnaceae*: *Hondaella caperata* (Mitt.) Ando, B. C. Tan et Z. Iwats. (=*H. brachytheciella* (Broth. et Paris) Ando); *Hypnum plumaeforme* Wilson; *Taxiphyllum alternans* (Cardot) Z. Iwats.; *T. taxirameum* (Mitt.) M. Fleisch.; *Vesicularia flaccida* (Sull. et Lesq.) Z. Iwats.

При знакомстве со списком бросается в глаза органичное включение субтропических видов в неморальную флору. Субтропический и неморальный элементы в бриофлоре южной части российского Дальнего Востока не имеют значительного таксономического барьера: из 21 семейства мхов, имеющих субтропические виды,

---

[3] В скобках указывается название вида, приведенное в работе Бардунова и Черданцевой (1980).

19 представлено в регионе одновременно и субтропическими, и неморальными, иногда и бореальными видами, и только 2 семейства (*Hypopterygiaceae* и *Meteoriaceae*) представлены одними лишь субтропическими видами.

Из 37 родов мхов, имеющих субтропических представителей, 16 одновременно представлено и субтропическими, и неморальными (например, *Anomodon*, *Haplocladium*, *Taxiphyllum*, *Thuidium*) видами, 21 — только субтропическими (например, *Boulaya*, *Homalothecium*, *Hondaella*, *Macromitrium*, *Scopelophila*).

Во флоре печеночников картина иная. Из 13 семейств, имеющих в своем составе субтропические виды, только одно сем. *Neutrichocoleaceae* представлено единственным субтропическим видом. Остальные включают и неморальные виды. Из 18 родов на рассматриваемой территории 9 представлено и субтропическими, и неморальными видами одновременно, и столько же только субтропическими видами.

Это свидетельствует о длительном сопряженном развитии субтропической и неморальной флор, постоянном и длительном их контакте, значительных масштабах взаимопроникновения. Поэтому надежно разделить неморальные и субтропические виды не всегда удается. Вероятно, часть таких видов вполне может быть отнесена к неморально-субтропическим видам.

По характеру ареалов субтропические виды подразделяются на 3 группы: пансубтропическая, восточноазиатско-американская и восточноазиатская.

Пансубтропических мхов 2 вида — *Hyophila involuta* и *Scopelophila ligulata*, печеночников 2 вида — *Calycularia crispula* и *Iwatsukia jishibae*. По отношению ко всему числу субтропических таксонов региона пансубтропические виды составляют: во флоре мхов 4 %, во флоре печеночников — около 7 %.

Восточноазиатско-американских мхов 6 видов, из них *Forsstroemia trichomitria*, *Ptychomitrium sinense*, *Schwetschkeopsis fabronia*, *Taxiphyllum alternans* произрастают только в Северной Америке, а *Herpetineuron toccoae*, *Taxiphyllum taxirameum* — как в Северной, так и в Южной Америке. Среди субтропических мхов РДВ это составляет чуть более 12 %. Печеночники в этой группе отсутствуют. Ареалы видов этой группы состоят из двух не связанных друг с другом, относительно монолитных участков: восточноазиатского и североамериканского.

Восточноазиатские виды резко преобладают среди субтропических видов и во флоре мхов (около 84 %), и во флоре печеночников (около 90 %). Ареалы восточноазиатских видов в целом довольно разнообразны, но почти всегда относительно непрерывны («сплошные» или почти «сплошные»). Имеющая место разобщенность ареалов некоторых восточноазиатских видов чаще оказывается результатом недостаточной изученности их распространения. Эта разобщенность во многих случаях заметно уменьшилась за последнюю четверть века в результате довольно интенсивных бриологических исследований. Например, *Dozya japonica* теперь известна по всему востоку Китая — от его северо-восточных провинций на севере до Юннани на юге. Впервые для Китая она была приведена в 1955 г. (Chen, 1955). Ареалы большей части восточноазиатских субтропических видов мохообразных, которые встречаются на юге российского Дальнего Востока, охватывают Японию, п-ов Корея, восточную часть Китая от самых северо-восточных провинций Хэйлунцзян и Гирин и простираются на юг вплоть до южных границ Китая, т. е. заходят в тропики. Некоторые виды идут далеко на юг и встречаются южнее Китая — в Таиланде, на Филиппинах, в Индии, даже в Шри-Ланке (*Thuidium pristocalyx*), Яве, Суматре. Западная граница значительной части этих видов проходит в среднем по 102°—106° в. д., но некоторые встречаются гораздо западнее, например, *Thuidium cymbifolium* и *Trachycystis microphylla* отмечены на 88° в. д. (Tan et al., 1995).

Хотя ареалы большинства восточноазиатских видов относительно монолитны, определенная степень фрагментированности в ряде случаев наблюдается. Это относится и к мхам, и к печеночникам. Более трех четвертей субтропических видов мохообразных, встречающихся на юге российского Дальнего Востока, произрастают также в прилегающих к этому региону провинциях Китая Хэйлунцзян и Гирин и на п-ове Корея (либо на всех названных территориях, либо хотя бы на одной из них). Поэтому российские южнодальневосточные местонахождения этих видов сколько-нибудь значительно от основных участков ареалов не обособлены, а, напротив, составляют северную окраину относительно монолитного ареала. Соответственно и считать реликтовыми эти местонахождения нет оснований. Отсутствие изолированности российских южнодальневосточных местонахождений видов мхов, которые сначала были названы тропическими, а потом неморальными тропогенными, отмечал А. С. Лазаренко в цитированных выше работах, подчеркивая, что они (виды) имеют сплошные ареалы. Современные данные о местонахождениях наиболее южных видов, во-первых, подтверждают этот вывод, а во-вторых, существенно «расширяют» его, делая применимым к значительно большему числу видов.

Распространение субтропических видов мохообразных на юге российского Дальнего Востока довольно разнообразно. В целом они встречаются по всей рассматриваемой территории, практически не выходя за ее границы.

В связи с этим любопытно, что южносибирские местонахождения 3 известных в Сибири субтропических видов — *Herpetineuron toccoae*, *Ptychomitrium sinense* и *Hyophila involuta* — расположены по существу в пределах Восточноазиатской флористической области, северо-западная граница которой, согласно Тахтаджяну (1978), проходит по восточной части Восточного Забайкалья, где как раз и встречены названные виды (Бардунов, 1966).

Однако неравномерное распространение субтропических видов мохообразных в пределах территории в значительной степени связано с разной степенью изученности бриофлоры. Иначе трудно объяснить такой, например, факт: *Brachymenium nepalense* известен только на крайнем юге Приморья (не севернее п-ова Муравьева-Амурского) и после большого перерыва — в Приамурье, в Хинганском заповеднике и Еврейской автономной области (Бардунов, Черданцева, 1982; Гамбарян, Черданцева, 1998; Черданцева, 2007). Сходную картину распространения обнаруживают *Drummondia sinensis* var. *ussuriensis* — встречаются в Южном Приморье почти до его северных границ и после перерыва — в Хинганском заповеднике и Еврейской автономной области (Бардунов, Черданцева, 1982; Гамбарян, Черданцева, 1998; Черданцева, 2007) и *Lindbergia duthiei* — южная часть Южного Приморья и после перерыва — Хабаровск (Бардунов, Черданцева, 1982; Игнатов, устное сообщение). Вряд ли эти виды отсутствуют в промежутке между известными в настоящее время, удаленными друг от друга местонахождениями.

В целом субтропические виды обнаруживают явное тяготение к южной части рассматриваемой территории. Распространение 16 видов ограничено с севера Южным Приморьем. На материковой части территории, т. е. в пределах Маньчжурской провинции Восточноазиатской флористической области, отмечено 46 видов мхов (подавляющее большинство) и все 27 видов печеночников. На островах, т. е. в пределах Сахалино-Хоккайдской провинции, отмечено 20 видов мхов и 10 печеночников, т. е. значительно меньше, чем на материковой части. Это можно объяснять обедненностью островных флор, меньшей их изученностью по сравнению с материковой и меньшей площадью. Сахалино-Хоккайдской провинцией ограничено распространение всех 3 видов мхов (*Brotherella henonii*, *Fissidens nobilis*, *F. teysmannionus*). Все они известны только на Курильских островах. В обеих провинциях одновременно произрастает 17 видов. Видов печеночников, произрастающих только в Сахалино-Хоккайдской провинции, нет.

В экологическом отношении субтропические виды в пределах рассматриваемой территории условно могут быть разделены на 3 группы: скальные, скально-лесные и лесные.

Виды первой группы (скальные) встречаются только на камнях и скальных обнажениях, как правило на поверхности камней со слоем мелкоземно-гумусного материала, иногда на обнаженной поверхности или в гумусированных расщелинах скал. Они растут в условиях средней увлажненности и различной степени освещения: как в довольно глубокой тени, так и на открытых скалах, в том числе скалах южной экспозиции. В эту группу входят, например, *Hyophila involuta*, *Scopelophila ligulata*, *Dozya japonica*, *Homaliadelphus laevidentatus*, а из печеночников — *Asterella leptophylla* и *Calycularia crispula*.

Виды второй группы (скально-лесные) — преимущественно лесные, произрастают в лесах почти всех типов, встречающихся в регионе, но наиболее распространены в хвойно-широколиственных (кедрово-широколиственных и чернопихтово-широколиственных). Основные местообитания их в лесах — стволы и ветви деревьев и кустарников. Некоторые виды поднимаются по стволам на высоту более 7—8 м. Одновременно часть из них произрастает на гниющей древесине (в том числе некоторые — на едва начинающих гнить, лежащих на земле стволах с еще сохраняющейся корой, обнаруживая свою преимущественно эпифитную природу). Все эти виды произрастают также на скалах и скальных обнажениях на обнаженной или более или менее покрытой слоем гумусированного материала поверхности, в расщелинах, а также на поверхности отдельных камней (только в лесах). Виды этой группы произрастают в условиях средней увлажненности и довольно высокой степени затенения. Наиболее обычные из них — *Anomodon giraldii*, *Herpetineuron toccoae*, *Schwetschkeopsis fabronia*, *Frullania inflata*, *F. taradakensis*, *Macvicaria ulophylla*. Из редких — *Fauriella tenuis*, *Hondaella caperata*, *Cololejeunea subkodamae*, *Trichocoleopsis sacculata*.

Виды третьей группы — чисто лесные, не выходящие на рассматриваемой территории за пределы леса. Большинство этих видов — эпифиты, но некоторые произрастают на начинающей гнить древесине или на отдельных камнях в лесах в условиях среднего увлажнения и довольно высокой степени затенения. Виды этой группы — *Brachymenium nepalense*, *Myabea fruticella*, *M. rotundifolia*, *Hattorianthus erimonus*, *Iwatsukia jishidae*, *Metacalypogeia cordifolia* и другие.

Подавляющее большинство субтропических видов мхов и печеночников произрастает на очень незначительных высотах — в пределах 0—500 (600) м над ур. м. Из видов, которые растут и на больших высотах, «рекордистом» является *Boulaya mittenii*; она отмечена на высоте около 1000—1100 м над ур. м. в чисто хвойных лесах.

Самая большая из перечисленных групп — скально-лесные виды. Они составляют более половины всего числа мхов и печеночников. В целом же процентное соотношение экологических групп таково — 18 : 52 : 29. Преобладают виды лесной или, как минимум, преимущественно лесной экологии. Их около 80 % (это относится ко всей бриофлоре). Среди них доминируют эпифиты и эпифито-эпилиты.

Таким образом, большинство субтропических видов мохообразных входит в состав неморальных ценозов, довольно разнообразных по составу, при этом часто встречается в нескольких экотопах. И лишь незначительная часть таких видов не связана или слабо связана с ценозами. Часть видов — скальные на всем протяжении ареала, часть же в более благоприятных условиях — лесные, в основном эпифиты. Большинство субтропических лесных видов в неморальной флоре юга российского Дальнего Востока существенных изменений не претерпело, оставшись видами лесными. Все это подтверждает сделанный на основе анализа ареалогических данных вывод о том, что многие виды сохраняют достаточно активную позицию в неморальной флоре. В целом субтропические виды — неотъемлемый компонент бриофлоры юга российского Дальнего Востока.

Благодарности

Исследование частично поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 06-05-64137), ДВО РАН (№ 06-III-А-06-153, 06-III-В-06-190, 07-III-Д-06-044) и Фондом содействия отечественной науке (кандидатский грант В. А. Бакалина).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов И. И. Проблема эндемизма у мхов // Комаровские чтения. Л., 1969. Вып. 22. 55 с.

Абрамова А. Л., Абрамов И. И. Тропическая связь печеночников СССР // Флора, систематика и филогения растений. Киев, 1975. С. 146—153.

Бардунов Л. В. Восточное Забайкалье в бриогеографическом отношении // Изв. СО АН СССР. 1966. Сер. биол.-мед. Вып. 2. № 8. С. 84—89.

Бардунов Л. В., Черданцева В. Я. Субтропический элемент во флоре мхов Южного Приморья // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 12. С. 1747—1756.

Бардунов Л. В., Черданцева В. Я. Мхи Южного Приморья. Новосибирск, 1982. 207 с.

Бардунов Л. В., Черданцева В. Я. Материалы по флоре мхов Южных Курил // Систематико-флористические исследования споровых растений Дальнего Востока. Владивосток, 1984. С. 34—53.

Гамбарян С. К. Антоцеротовые и печеночники Южного Приморья. Владивосток, 1992. 175 с.

Гамбарян С. К., Черданцева В. Я. Мохообразные // Флора и растительность Хинганского заповедника (Амурская область). Владивосток, 1998. С. 70—87.

Лазаренко А. С. До бріогеографії Східної Азії // Журн. Биобот. Циклу ВУАН. 1933. № 7—8. С. 177—184.

Лазаренко А. С. Очерк бриофлоры заповедника Горно-Таежной станции ДВФ АН СССР. 1936. Т. 1. С. 93—107.

Лазаренко А. С. Неморальный элемент бриофлоры советского Дальнего Востока // Сов. Ботаника. 1944. № 6. С. 43—55.

Лазаренко А. С. Основні засади класифікації ареалів листяних мохів Радянського Далекого Сходу // Укр. бот. журн. 1956. Т. 13. № 1. С. 31—40.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 247 с.

Черданцева В. Я. Мхи // Флора, микобиота и растительность заповедника «Бастак». Владивосток, 2007. С. 83—100.

Черданцева В. Я., Бардунов Л. В., Гамбарян С. К. Мхи // Флора Верхнеуссурийского стационара (Южный Сихотэ-Алинь). Владивосток, 1984. С. 75—95.

Черданцева В. Я., Гамбарян С. К. Мохообразные // Флора и растительность Большехехцирского заповедника (Хабаровский край). Владивосток, 1986. С. 79—101.

Chen P.-C. Bryophyta nova sinica // Feddes Repert. 1955. Vol. 58. N 1—3. P. 23—52.

Ignatov M. S., Czerdantseva V. Ya. The families *Cryphaeaceae*, *Leucodontaceae* and *Leptodontaceae* (*Musci*) in Russia // Arctoa. 1995. Vol. 4. P. 65—104.

Ignatov M. S., Tan B. C., Iwatsuki Z., Ignatova E. A. Moss Flora of the upper Bureya River (Russian Far East) // J. Hattori Bot. Lab. 2000. N 88. P. 147—178.

Iwatsuki Z. New catalog of the mosses of Japan // J. Hattori Bot. Lab. 2004. N 96. P. 1—182.

Konstantinova N. A., Potemkin A. D., Schljakov R. N. Check-list of the *Hepaticae* and *Anthocerotae* of the former USSR // Arctoa. 1992. Vol. 1. N 1—2. P. 87—127.

Magill R. E., Czerdantseva V. Ya. Meteorium (*Musci*, *Meteoriaceae*) in the Russian Far East // Fragmenta floristica et geobotanica. 1995. Pars 1. P. 223—227.

Tan B. C., Zhao J.-C., Hu R.-L. An updated checklist of mosses Xinjiang, China // Arctoa. 1995. Vol. 4. P. 1—4.

SUMMARY

The ecology and distribution of subtropical bryophytes (27 species of liverworts and 49 moss species) occurring in the southern apart of the Russian Far East (RFE) are analyzed. The fairly high percent (8 % in mosses and 9 % in liverworts) of subtropical species is reported. The localities of the majority of species found in the southern party of RFE are not isolated from the main body of area. The tendency of these species to occupy the relatively warm sites is emphasized.

УДК 582.572.2 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 2

© Г. Л. Кудряшова

МОРФОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СОЦВЕТИЙ У ВИДОВ РОДА *ALLIUM* (*ALLIACEAE*)

G. L. KUDRJASHOVA. MORPHOLOGICAL AND BIOLOGICAL PECULIARITIES OF INFLORESCENCES OF *ALLIUM* SPECIES (*ALLIACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 26.10.2006
Окончательный вариант получен 02.08.2007

Представлен обзор видов рода *Allium*, которые характеризуются луковичконосными соцветиями. Выявлены закономерности распределения этого признака в различных систематических группах и корреляции с уровнем плоидности видов. На примере кавказских луков показано значение признака для систематики видов *Allium*.

Ключевые слова: *Allium*, морфолого-биологические признаки, соцветия с луковичками, полиплоидия, вегетативное размножение, таксономия, география, Кавказ.

При подготовке обзора рода *Allium* L. для «Конспекта флоры Кавказа» было пересмотрено значение некоторых признаков для систематики луков на основе изучения новых гербарных материалов, наблюдений за живыми растениями и анализа литературных данных по роду *Allium*. Это позволило уточнить объем ряда видов и границы между ними. В данной статье рассмотрено таксономическое значение признака наличия или отсутствия луковичек в соцветии луков, выявлены закономерности в появлении и встречаемости луковичконосного зонтика по всему ареалу рода *Allium* и в различных систематических группах.

Среди луков есть виды, у которых в соцветии вместо нескольких (до многих) цветков развиваются луковички, а иногда все цветки в соцветии заменяются луковичками. Такие соцветия называют «луковичконосные (bulbillifera)» (Федоров, Артюшенко, 1979). Луковички, развивающиеся в соцветиях, так же как детки-луковички, образующиеся на подземной луковице, служат для вегетативного размножения, поэтому луки с луковичконосными зонтиками часто называют вивипарными (Устинова, 1944, 1953; Гваладзе, 1970). Когда еще только начиналось изучение систематики луков, известные в то время немногие виды с луковичками в соцветии располагали обычно рядом, тем самым подчеркивая значение этого признака. Например, C. Linnaeus (1753) поместил виды с луковичками в соцветии (caule bulbifero): *A. sativum* L., *A. scorodoprasum* L., *A. arenarium* L., *A. carinatum* L., *A. vineale* L., *A. oleraceum* L. отдельно от видов без луковичек в соцветии (caule umbellifero). Э. Регель (Regel, 1875) в 4 из 6 принятых им секциях выделил группы видов с луковичками в соцветиях, назвав эти группы «*Umbella bulbifera*». Они включали всего 12 видов из приводимых им 263.

В дальнейшем обособленность этих групп не была признана. Что же касается видов и разновидностей с луковичконосным зонтиком, то их продолжали описывать по мере изучения рода, например: *A. proliferum* Schrader ex Willd., *A. viviparum* Kar. et Kir., *A. moly* var. *bulbiferum* Rouy и другие. Со временем стали отмечать, что растения луков с луковичками в соцветии существуют в природе наряду с растениями того же вида или очень близкородственного вида, имеющими нормально развитые цветки в соцветии. Из этого можно было предположить, что луковички в соцветии развиваются в результате воздействия каких-то неблагоприятных факторов (например, похолодание или засуха) на растения вида с нормально развитыми цветками (Казакова, 1978). В пользу такого предположения свидетельствует распространение некоторых пар очень близких видов, один из которых — с луковичконосным зонтиком — обитает главным образом в северных областях с прохладным климатом, а другой, — с нормально развитыми цветками в зонтике — в южных, более теплых областях, например: *A. scorodoprasum* L. (с луковичконосным зонтиком) — северные области Европы и *A. rotundum* L. (с нормально развитыми цветками) — более южные области Европы; *A. oleraceeum* L. (с луковичконосным зонтиком) — Северная и Средняя Европа и *A. paniculatum* L. (с нормально развитыми цветками) — Средняя и Южная Европа; *A. canadense* L. var. *canadense* (с луковичконосным зонтиком) — Северо-восточная часть Северной Америки и 5 разновидностей *A. canadense* с нормально развитыми цветками распространены в юго-западных частях ареала вида: *A. canadense* (var. *mobiliense* (Regel) Ownbey, var. *hyacinthoides* (Bush) Ownbey, var. *lavendulare* (J. M. Bates) Ownbey et Aase, var. *ecristatum* Ownbey, var. *fraseri* Ownbey).

Однако у большинства луков луковичконосные экземпляры встречаются спорадически среди растений с нормально развитыми цветками, и закономерности в их распространении не наблюдается. Систематики перестали придавать значение этой особенности луков, вследствие чего нередко виды или разновидности, описанные на основании наличия луковичек в соцветии, стали рассматриваться как тождественные соответствующим им по другим морфологическим признакам видам с нормально развитыми цветками в соцветии, а названия их синонимизированы. Например, во «Flora Europaea» это виды: *A. roseum* L. (=*A. carneum* Bertol), *A. moly* L. (=*A. moly* var *bulbiferum* Rouy), *A. sphaerocephalon* L. (=*A. loscosii* K. Richter). Такие примеры известны также из других регионов: название вида *A. viviparum* Kar. et Kir., описанного на основании наличия луковичек в соцветии, было синонимизировано с *A. coeruleum* Pall. (Введенский, 1935; Павлов, Поляков, 1958; Егорова, 1977; Фризен, 1988).

W. T. Stearn (1978), автор монографического исследования сем. *Alliaceae* Европы и обработки этого семейства во «Flora Europaea», посвятил лукам с луковичконосным зонтиком специальную главу в своей монографии, назвав ее «Related bulbilliferous and non bulbilliferous taxa». В ней он на основании изучения материала по всем европейским видам луков с луковичконосным зонтиком впервые указал на необходимость дифференцированного подхода к каждому отдельному виду, у которого встречаются луковички в соцветии, поскольку у различных видов этот признак может иметь разное значение. По его мнению, если форма с луковичками в соцветии географически изолирована от формы с нормально развитыми цветками, она заслуживает по крайней мере ранга подвида, но если обе формы симпатричны, они должны рассматриваться как разновидности.

В настоящее время известно около 30 видов луков с луковичконосными зонтиками в роде *Allium*, насчитывающем до 750 видов (Stearn, 1992). Они встречаются по всему ареалу рода и имеются во всех подродах *Allium*, за исключением

Rhizirideum, в котором среди дикорастущих видов нет ни одного с луковичками в соцветии. Относимые в последнее время к подроду *Rhizirideum* (секция *Schoenoprasum*, подсекция *Cepa*) виды *A. cepa* L. и *A. fistulosum* L., у которых есть разновидности с луковичками в соцветии, известны только в культуре и не являются типичными представителями корневищных луков, характерные признаки которых — узкие луковицы, расположенные на хорошо развитом корневище. У *A. cepa* и *A. fistulosum* луковица округлая, а корневища почти не развиты. Остальные подроды *Allium* характеризуются одиночной луковицей, лишенной корневища, что можно отметить как общий признак для видов с луковичками в соцветии. Вторым характерной особенностью является то, что многие из них представляют собой полиплоиды. Чтобы проиллюстрировать сказанное, мы расположили все известные виды с луковичками в соцветии по принимаемой в последнее время системе рода *Allium* (Wendelbo, 1971; Srearn, 1978, 1980; Kollmann, 1984; Оганесян, Агабабян, 2001) с указанием их географического распространения и известных хромосомных чисел.

Subgen. 1. *RHIZIRIDEUM* (G. Don ex Koch) Wendelbo
Sect. *Schoenoprasum* Koch
Subsect. *Cepa* Prokh.

Allium cepa L. 2n = 16, 32	В диком состоянии неизвестен, возможно, происходит от вида, близкого *A. oschaninii* O. Fedtsch. (= *A. cepa* var. *sylvestre* Regel), распространенного в Средней Азии. Культивируется во всех странах, и везде известны формы с луковичконосными зонтиками: *A. ascalonicum* L. — Восточное Средиземноморье, *A. cepa* var. *viviparum* (Metzger) Alefeld — Сев. Африка, *A. cepa* var. *proliferum* (Moench) Regel — Китай. На западе Балканского п-ова форма с луковичконосным зонтиком приводится как вид *A. cornutum* G. C. Clementi ex Vis.
A. fistulosum L. 2n = 16	Известен только в культуре во всех странах. Происходит, вероятно, из Восточной Азии, где он повсюду выращивается. Известна форма с луковичками в соцветии — *A. fistulosum* var. *viviparum* Makino.

Subgen. 2. *ALLIUM*
Sect. 1. *Allium*

A. sativum L. 2n = 16, 48	Известен только в культуре. Возможно, предковые формы имеют родство с *A. longicuspis* Regel, распространенным в Средней Азии. Везде, где выращивается *A. sativum* — в Европе, Азии, Африке, Америке — есть формы с луковичками в соцветии.
A. ampeloprasum L. 2n = 16, 32, 40, 48, 56, 80	Европа, Сев. Африка, Юго-Зап. Азия. Форма с луковичками в соцветии встречается в европейской части ареала, описана как var. *babingtonii* (Borrer) Syme.
A. scorodoprasum L. 2n = 16, 24, 32	Центр. и Вост. (Украина) Европа, Юго-Зап. Азия (Турция, Палестина). Растения обычно с многими луковичками или совсем без цветков, с одними луковичками (f. *ananthum* Beck).
A. dregeanum Kunth	Эндемик Южн. Африки. Отмечены формы с луковичками в соцветии (Wilde-Duyfjes, 1976).
A. sphaerocephalon L. 2n = 16, 24, 32	Европа (почти вся), Юго-Зап. Азия, Сев. Африка. В европейской части ареала встречаются формы с луковичками в соцветии.
A. pruinatum Link ex Sprengel 2n = 16	Центр. и Южн. (Португалия) Европа. Иногда встречаются растения с луковичками в соцветии — var. *bulbiferum* Coutinho.
A. vineale L. 2n = 16, 32, 40, 48	Центр. и Вост. (Украина) Европа, Кавказ, Юго-Зап. Азия (Турция).
A. vineale var. *capsuliferum* Koch 2n = 16	Разновидность с цветками в соцветии распространена по всему ареалу вида.
A. vineale var. *compactum* (Thuill) Aschers. 2n = 16, 32, 40	Разновидность с луковичками в соцветии. Числа хромосом для обеих разновидностей *A. vineale* на материале из Болгарии приведены И. В. Чешмеджиевым (Cheshmedzhiev, 1974; Чешмеджиев, 1979).

A. subvineale Wendelbo	Юго-Зап. Азия (Иран), эндемик Ирана. Луковички в соцветиях встречаются изредка.
A. longicuspis Regel 2n = 16	Юго-Зап., Средн., Центр. Азия. Широко распространены растения с луковичками в соцветиях.

Subgen. 3. *AMERALLIUM* Traub.
Sect. 2. *Scorodon* Koch

A. umbilicatum Boiss.	Юго-Зап. Азия (Иран, Афганистан, зап. Пакистан). В Иране отмечены формы с луковичками в соцветии (Wendelbo, 1971) среди растений с нормально развитыми цветками.
A. macrostemon Bunge 2n = 32	Вост. Азия (Дальний Восток России, Китай, Япония). В зонтике всегда развиваются луковички, иногда полностью заменяя цветки.
A. coeruleum Pall. 2n = 16, 32	Вост. Европа, Сев. (Зап. Сибирь), Средн., Центр. Азия. Луковички в соцветии развиваются очень часто, иногда заменяют цветки полностью.
A. coeruleum var. *bulbilliferum* Ledeb. (=*A. viviparum* Kar. et Kir.) 2n = 16	Неопубликованные данные сотрудника лаборатории биосистематики В. В. Коцерубы, полученные на материале из Ботанического сада БИН РАН (коллекция М. В. Барановой) и переданные нам для публикации.
A. caesium Schrenk. 2n = 16, 32	Сев. (Зап. Сибирь), Средн., Вост. (Китай) Азия. У этого вида, очень близкого к предыдущему, растения с луковичками в зонтике встречаются значительно реже.

Sect. 3. *Codonoprasum* Reichenb.

A. oleraceum L. 2n = 24, 32, 40	Атл., Сев., Центр., Вост. Европа, изредка на юге Европы и Сев. Кавказе. Вид известен только с луковичками в соцветии.
A. melanantherum Pančić 2n = 16, 24 + 1B, 32	Центр. и Южн. Европа (горы Балканского п-ова). Луковички в соцветии отмечены у растений в Родопских горах в Болгарии. Для них определено хромосомное число 2n = 32 (Чешмеджиев, 1979).
A. carinatum L. 2n = 16, 24, 26	Центр. и Южн. Европа. Луковички в соцветиях отмечены у многих растений.
A. carinatum subsp. *carinatum* 2n = 24	Для Чехии и Словакии подвид приводится всегда с луковичками в соцветии, размножается только вегетативно. Для него определено хромосомное число (Zeidler, 1999).

Subgen. 3. *AMERALLIUM* Traub.
Sect. 1. *Molium* G. Don f. ex W. Koch

A. roseum L. 2n = 16, 32, 40	Южн. Европа, Средиземноморье, Юго-Зап. Азия (Турция), Сев. Африка. По всему ареалу встречается разновидность с луковичками в соцветии *A. roseum* var. *bulbiferum* Visiani с 2n = 48.
A. phthioticum Boiss. et Heldr. ex Boiss.	Южн. Европа (Греция). Иногда встречаются растения с луковичками в соцветии.
A. subhirsutum L. 2n = 14, 21, 28	Южн. Европа, Средиземноморье, Юго-Зап. Азия (Турция), Сев. Африка. Формы с луковичками в соцветии приводятся только в Африке.
A. moly L. 2n = 14	Центр. Европа (вост. Испания, Франция). Для Франции приводится разновидность var. *bulbiferum* Rouy.
A. scorzonerifolium Desf. ex DC. 2n = 14	Центр. и Южн. Европа (Испания, Португалия). Отмечены две разновидности: var. *scorzonerifolium* с луковичками в зонтике и var. *xericiense* (Perez Lara) R. Fernandes без луковичек.
A. candolleanum Albov	Кавказ. Эндемик Абхазии. Известен только с луковичками в соцветии.

Sect. 2. *Briseis* (Salisb.) Stearn

A. paradoxum (Bieb.) G. Don 2n = 16	Кавказ, Средн. (Туркмения), Юго-Зап. (Иран) Азия. Типовая разновидность — var. *paradoxum* с луковичками в соцветии, распространена по всему ареалу вместе с разновидностью var. *normale* Stearn, имеющей вполне развитые цветки в соцветии.

A. canadense L. var. *canadense* 2n = 21, 28	Сев. Америка. В северо-восточной части ареала вида распространена типовая разновидность вида с луковичками в соцветии.
A. canadense L. var. *mobilense* (Regel) Ownbey 2n = 14, 28	Кроме типовой разновидности выделено 5 разновидностей с нормально развитыми цветками, без луковичек в соцветии, которые распространены в юго-западных частях ареала вида (McNeal, 2001).
A. canadense L. var. *hyacinthoides* (Bush) Ownbey 2n = 14	
A. canadense L. var. *lavendulare* (J. M. Bates) Ownbey et Aase 2n = 14, 28	
A. canadense L. var. *ecristatum* Ownbey 2n = 28	
A. canadense L. var. *fraseri* Ownbey 2n = 14, 21	

Subgen. 4. *MELANOCROMMYUM* (Webb et Berth.) Rouy

Sect. 1. *Melanocrommyum* Webb et Berth.

A. nigrum L. 2n = 16	Южн. Европа. Очень редко встречаются растения с луковичками в соцветии.

Sect. 2. *Megaloprason* Wendelbo

A. chelotum Wendelbo	Юго-Зап. Азия. Эндемик Ирана. Луковички в соцветии отмечены лишь у некоторых растений.

Sect. 3. *Pseudoprason* Wendelbo

A. koelzii (Wendelbo) Wendelbo	Юго-Зап. Азия. Эндемик Ирана. Очень редко встречаются растения с луковичками.

Как видно из приведенного списка, почти для всех рассматриваемых видов приводятся полиплоиды. Генетики еще в начале кариологических исследований луков, в том числе и с луковичконосными зонтиками (группа родства *A. paniculatum*), высказывали предположение о том, что появление луковичек в соцветии способствует сохранению вида в случае возникновения стерильности, обусловленной возникновением триплоидных наборов хромосом (Levan, 1933, 1937). Действительно, это позволяет лукам размножаться без образования семян и закреплять изменения биологических свойств вида.

Все виды, подвиды или разновидности луков, которые известны только в форме с луковичками в соцветии, — являются исключительно полиплоидами с 2n = 24, 32, 40, 48 (*A. oleraceum*, *A. macrostemon*, *A. carinatum* subsp. *carinatum*, *A. roseum* var. *bulbiferum*) и 2n = 21, 28 (*A. canadense*). Основное число у абсолютного большинства европейских и азиатских луков x = 8, у американских луков x = 7. Для других видов, которые известны как в форме с луковичконосным зонтиком, так и с нормально развитыми цветками в зонтике, приводятся диплоиды и полиплоиды. Как видно из списка, на примере видов *A. vineale*, *A. melanantherum*, *A. coeruleum*, *A. roseum*, *A. canadense*, у которых числа хромосом указаны отдельно для форм с нормально развитыми цветками и для форм с луковичками в соцветии, диплоидными и полиплоидными бывают и те и другие формы.

Детальными цитологическими исследованиями 4 стерильных видов луков с луковичконосными зонтиками и с разными по плоидности числами (*A. sativum* — 2n = 16; *A. cepa* var. *viviparum* — 2n = 16; *A. carinatum* 2n = 24; *A. oleraceum* 2n = 32) установлено, что причиной их стерильности были нарушения в ходе мейоза, специфичные для полиплоидов (образование различных конфигураций из унивалентов, бивалентов, тривалентов, квадривалентов) и для диплоидов (хромосомные перестройки — образование делеций и др.) (Konvicka, 1972).

Различные нарушения отмечены и в эмбриологии луков. При изучении способности к генеративному размножению у луков, в том числе у вивипарных (*A. sativum*), отмечен целый ряд аномалий в ходе образования семени, в том числе у тех видов, у которых в соцветии нормально развитые цветки и семенное размножение по внешним признакам протекает без отклонений. По мнению эмбриологов, именно такие аномалии являются причиной развития луковичек в соцветии, которые по принципу обратной связи в свою очередь оказывают угнетающее влияние на развитие цветков в соцветии (Устинова, 1944, 1953; Гваладзе, 1965, 1970). Сама причина возникновения аномалий в развитии цветков указывалась предположительно (например, отсутствие опылителей). Наблюдения за вивипарными видами луков в культуре показали, что признак наличия луковичек в соцветии становится наследственным, и обратного процесса восстановления нормального развития цветков уже не происходит без специальных искусственных мер — удаления луковичек, воздействия микроэлементами (Гваладзе, 1965). Таким образом, возникают новые биологические виды. Различия между формами с луковичками в соцветии и с нормально развитыми цветками очень резко проявляются в способах размножения и возможностях колонизации новых территорий. Растения, размножающиеся луковичками, могут очень быстро заселить новую, хотя и небольшую территорию по сравнению с растениями, размножающимися семенами, посредством которых они распространяются на громадные пространства. Благодаря способностям очень быстро размножаться виды с луковичками в соцветии на культурных землях становятся сорняками, хотя и не очень злостными. К таким видам относятся *A. oleraceum*, *A. vineale*, *A. ampeloprasum*.

В заключение представим результаты таксономического изучения кавказских видов *Allium* с луковичконосными зонтиками.

На Кавказе обитают 3 вида, у которых развиваются луковички в соцветии. Однако этот признак проявляется у них по-разному. *A. oleraceum* распространен главным образом в Сев., Центр. и Вост. Европе. В кавказском секторе Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН представлены немногие, слабо развитые экземпляры *A. oleraceum* (например: «Дагестанская АССР, Андрейаул, кустарник, 15 VII 1930, Е. Шифферс» (LE). В последнее время вид указывался для некоторых пунктов (окрестности Ставрополя) Западного Предкавказья (Танфильев, Кононов, 1987; Иванов, 2000)).

Наиболее распространенный вид на Кавказе — *A. paradoxum*, ареал которого кроме Вост. Кавказа охватывает Юго-Зап. (Сев. Иран) и Средн. (Туркмения) Азию. Вид существует в двух формах: с луковичками в соцветии (широко распространенная по всему ареалу форма, по ней был описан вид) и без луковичек, с нормально развитыми цветками, которая встречается реже. Обе формы имеют симпатрическое распространение, и признаку — наличию луковичек в соцветии — не придавалось таксономического значения. О нем лишь упоминалось при описании вида (Введенский, 1935; Гроссгейм, 1940; Сосновский, 1941; Карягин, 1952; Оганесян, Агабабян, 2001; Wendelbo, 1971). В ботанические сады Зап. Европы еще в начале XIX в. попала форма *A. paradoxum* с луковичками в соцветии, широко там распространившаяся как очень агрессивный сорняк, размножающийся луковичками, развивающимися у него быстро и в большом количестве (Stearn, 1987; Kubešová, 1999; Meerts et al., 2000).

Форма *A. paradoxum* без луковичек в соцветии, с нормально развитыми цветками была привезена в ботанические сады Зап. Европы только в 1966 г. из Ирана (Stearn, 1987). Для садоводов это очень привлекательное растение с красивыми белыми поникающими цветками, появляющимися ранней весной, которое никогда не становится сорняком. Эти 2 формы *A. paradoxum*, различные по биологическим свойствам и по характеру соцветия, были описаны как разновидности: *A. paradoxum* (Bieb.) G. Don var. *paradoxum* — с луковичками в соцветии и *A. paradoxum* var. *normale* Stearn — без луковичек в соцветии, с нормально развитыми цветками (Stearn, 1987). Обе разновидности *A. paradoxum* растут в Ботаническом саду БИН в С.-Петербурге. *A. paradoxum* var. *paradoxum*, привезенный сюда несколько лет назад из Дагестана В. М. Рейнвальдом, стал таким же сорным растением, как и в других ботанических садах Европы. *A. paradoxum* var. *normale* как редкое и красивое растение выращивается на участке М. В. Барановой. В природных местообитаниях *A. paradoxum* var. *paradoxum* также очень быстро размножается луковичками, но там его распространению препятствует то, что местное население охотно использует его в пищу как одно из ранних витаминоносных растений (устные сообщения Р. В. Камелина и В. М. Рейнвальда). Это увлечение населения сбором *A. paradoxum* var. *paradoxum*, очень своеобразного лука, послужило основанием для внесения его в «Красную книгу РСФСР» (Раджи, 1988) со статусом «уязвимый вид». Таким образом, вид *A. paradoxum* представлен 2 биологическими (различающимися и морфологически) формами, которые таксономически могут быть обозначены как разновидности (Stearn, 1987).

Для другого кавказского вида, эндемика известняковых гор Абхазии — *A. candolleanum* Albov — наличие луковичек в соцветии наряду с нормально развитыми цветками является основным видовым признаком, отличающим его от близких видов: *A. circassicum* Kolak., эндемика Западного Кавказа, и от *A. zebdanense* Boiss., обитающего в Турции. Однако долгое время этому признаку не придавалось таксономического значения, так как *A. candolleanum* и *A. circassicum* очень редкие виды и недостаток материала по ним не позволял уточнить различия между ними. Это стало возможным в последнее время, когда были собраны новые гербарные материалы по обоим видам.

A. candolleanum Albov, 1895, Мат. Фл. Колх.: 1 : 240.

Описан из Абхазии: «Abchasia: m. Kutysh (declivitas boreali-orientalis) pasc. alp. (N. A. [Albov], 1892)». Typus: (G?).

Зап. Закавказье: Абхазия. Эндемик.

В первоописании *A. candolleanum* неправильно указана длина тычинок, якобы вдвое превышающая длину околоцветника: «filamentis lanceolato — subulatis perigonio dimidio longioribus». Тип не был изучен и, очевидно поэтому, такое же описание дано А. А. Гроссгеймом (1928, 1940), следовавшим протологу. В действительности, тычинки у *A. candolleanum* вдвое короче листочков околоцветника (так же, как у очень близкого к нему вида *A. circassicum*, который долгое время от него не отличали) (см. комментарии к *A. circassicum*). А. И. Введенский (1935), затем А. А. Колаковский (1938, 1986) на основании изучения гербарного материала правильно описали этот признак у *A. candolleanum*, но не отметили ошибки в протологе и в описаниях Гроссгейма.

Заметим, что Введенский во «Флоре СССР» (1935, 4 : 255) дал неточное описание покрывала *A. candolleanum*, не указав, что оно разделено на 4—6 острых долей, а наличие луковичек в соцветии отметил как непостоянный признак (подробнее об этом см. в комментарии к *A. circassicum*). На рисунке (Флора СССР, 4, табл. XV, рис. 2) изображено растение с покрывалом, разделенным только на 2 доли. F. Kollmann во «Flora of Turkey...» (1984 : 122) указала на разночтения в характеристиках *A. candolleanum* в протологе и в описаниях его во «Флорах», выразив в связи с этим сомнение в реальности вида *A. candolleanum* и отличии его от турецкого вида *A. zebdanense*. Поэтому Kollmann поставила *A. candolleanum* в синонимы к *A. zebdanense*, хотя и со знаком вопроса.

В действительности, *A. candolleanum* отличается от *A. zebdanense* покрывалом, разделенным на 4—6 острых долей, на что указал Альбов при описании нового вида, и наличием луковичек в соцветии. У *A. zebdanense* покрывало цельное, овальное, коротко заостренное и зонтик без луковичек, как сказано в описаниях этого вида у E. boissier (1859 : 113), Kollmann (1984 : 121) и хорошо видно на фотографии в книге M. Rix, R. Phillips (1981 : 138, f.). Мы имели возможность изучить все эти признаки *A. zebdanense* на живых растениях этого вида, культивируемых М. В. Барановой в Ботаническом саду БИН.

Недостаточная изученность *A. candolleanum* стала причиной отождествления с ним вида *A. circassicum*, главное отличие которого от *A. candolleanum* — отсутствие луковичек в соцветии.

A. circassicum Kolak., 1955, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 18 : 4; он же, 1961, Раст. мир Колхиды: 346. — *A. candolleanum* auct. non Albov: Введенский, 1935, во Фл. СССР, 4 : 255; Косенко, 1970, Опред. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк.: 525; Кудряшова, 1992, Бот. журн. 77, 4 : 88; она же, 2001, Бот. журн. 86, 4 : 129; Зернов, 2006, Фл. Сев.-Зап. Кавк.: 182, p. p., quoad syn. *A. circassicum.*

Описан из Зап. Закавказья. Typus: «Северо-Западное Закавказье, Красная поляна, гора Аибга, на субальпийских лугах, 6 VI 1926, Штеуп С. В. (Штейп)» (LE!).

Зап. Закавказье: Туап.-Адл. Эндемик.

Как видно из цитаты, *A. circassicum* Kolak. отождествлялся с *A. candolleanum* Albov. Причиной этого было то, что собранные впервые в 1926 г. С. В. Штейпом на горе Аибга экземпляры, описанные позднее в качестве нового вида, были определены Введенским как *A. candolleanum* Albov на основании протолога, поскольку гербарного материала, в том числе и типового (последнего нет и сейчас в БИН), по *A. candolleanum* в то время у него не было. Можно предположить также, что имело значение и то, что местонахождение собранных Штейпом экземпляров на горе Аибга было недалеко от «locus classicus» *A. candolleanum* (гора Кутыш на соседнем Гагрском хребте). При этом Введенский сопроводил свое определение замечанием, что экземпляры Штейпа (их 8 на гербарном листе) отличаются от описания Альбова более густым зонтиком и отсутствием луковичек в соцветии. Тем не менее Введенский использовал эти образцы для описания и рисунка *A. candolleanum* во «Флоре СССР», указав признак — наличие луковичек в соцветии — как изменчивый, а именно: «зонтик с луковичками или без луковичек». Такое же описание *A. candolleanum* было дано во «Флоре Абхазии» Колаковским (1938 : 246), повторенное, к сожалению, и во втором издании (1986 : 106).

Настоящий *A. candolleanum* был собран Колаковским в 1947 г. в классическом месте в Абхазии на горе Кутыш. Сравнение его с экземплярами, собранными Штейпом с горы Аибга, позволило ему отметить помимо отсутствия луковичек в соцветии еще некоторые отличия от подлинного *A. candolleanum*: почти вдвое более широкие листочки околоцветника, прямостоячие цветоножки, более широкий зонтик, о чем он написал в примечании в 1948 г. на гербарном листе Штейпа и что дало ему основание отнести эти образцы к новому виду, которому он дал название здесь же в гербарии: *A. circassicum*, но опубликовал его позднее, в 1955 г. Гроссгейм, видевший гербарный образец нового вида, включил его в «Определитель», правильно указав различия между *A. candolleanum* и *A. circassicum* (Гроссгейм, 1949).

Колаковский в своем большом труде «Растительный мир Колхиды» (1961) привел оба вида — *A. candolleanum* и *A. circassicum*, — подчеркнув в ключе как основное различие между ними наличие или отсутствие луковичек в соцветии. Оба вида были приведены также исследователем кавказских луков Н. Б. Чолокашвили (1975), но без комментариев.

Однако уже возникла путаница в понимании вида *A. candolleanum*, следствием чего стало непризнание и забвение вида *A. circassicum* Kolak. Название его было приведено в синонимах к *A. candolleanum* (Косенко, 1970 : 525), и последний характеризовался согласно «Флоре СССР», т. е. как вид с луковичками или без луковичек в соцветии. В дальнейшем в ботанической литературе по Западному Закавказью (откуда был описан *A. circassicum*) указывался только *A. candolleanum* (Литвинская и др., 1983; Семагина, 1999а, б; Солодько, Кирий, 2002; Зернов, 2006).

Восстановление вида *A. circassicum* стало возможным, когда были сделаны новые гербарные сборы из Абхазии по *A. candolleanum* и из районов Западного Закавказья по *A. circassicum*. Мы имели возможность изучить гербарный материал по *A. candolleanum*: «Абхазская АССР, Гагрский известняковый массив, южный макросклон хр. Берчиль, бассейн р. Сандрипш, окр. пос. Гюзля, 27 V 1989, № 3018, Д. В. Гельтман и др.» и по *A. circassicum*: «Адлерский р-н, бассейн р. Псоу, хр. Аибга, субальпийский луг, 18 VI 2000, Н. Н. Портениер» с очень хорошей фотографией собранного вида в природе. Сравнение гербарных образцов и фотографий обоих видов, сделанных в природе (по *A. candolleanum* в книге З. И. Адзинбы (1987 : 18, фото 3); по *A. circassicum* (под названием *A. candolleanum*) в книге А. С. Солодько и П. В. Кирия (2002 : 20)) и неопубликованной фотографии Н. Н. Портениера не оставило сомнений в реальности видов. Оказалось, что различия между видами даже более существенны, чем следует из их описаний. Так, лепестки *A. circassicum* достигают размеров 1.5 см (а не 1.3 см), тогда как у *A. candolleanum* они обычно 1—1.2 см дл.

A. circassicum из всех мест сбора не имел луковичек в соцветии, в то время как у *A. candolleanum* луковички в соцветии были всегда. Оба вида очень редки в природе. *A. circassicum* распространен в Западном Закавказье, в Туапсе-Адлерском флористическом районе, в верховьях рек Сочи (гора Амуко), Мзымты, Псоу. *A. candolleanum* обитает в высокогорьях Абхазии на хребтах Гагрский, Берчиль, Бзыпский (Колаковский, 1986; Адзинба, 1987).

А. И. Галушко (1978) привел *A. candolleanum* для районов Западного Кавказа (Тебердино-Зеленчукский, Верхне-Лабинский) и Центрально-Кавказского районе (Верхне-Терский), но с краткой и нечеткой морфологической характеристикой вида, из которой неясно, о каком виде идет речь — об *A. candolleanum* или *A. circassicum* (или *A. oreophilum*). Эти указания не были подтверждены новыми находками *A. candolleanum* или *A. circassicum* и в более поздних работах для районов Западного и Центрального Кавказа не приводились (Воробьева, Кононов, 1991) или указывались в ссылках на работу Галушко (Алтухов, Литвинская, 1986; Комжа, 1999, 2002).

Благодарности

Выражаю благодарность Р. В. Камелину за консультации при написании статьи и Т. В. Егоровой за критический просмотр рукописи и ценные замечания.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 05-04-49669, 05-04-48023).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Адзинба З. И. Эндемы флоры Абхазии. Тбилиси, 1987. 120 с.

Алтухов М. Д., Литвинская С. А. Редкие и исчезающие виды флоры Краснодарского края // Растительные ресурсы / Отв. ред. И. П. Коваль. Ростов-на-Дону, 1986. Ч. 3. С. 211—238.

Введенский А. И. Род Лук — *Allium* L. // Флора СССР. Л., 1935. Т. 4. С. 112—280.

Воробьева Ф. М., Кононов В. Н. Флора Тебердинского заповедника (сосудистые растения) // Тр. Тебердинского гос. заповедника. Ставрополь, 1991. Вып. 13. 137 с.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов-на-Дону, 1978. Т. 1. 318 с.

Гваладзе Г. Е. Вивипария и способность к генеративному размножению у *Allium sativum* L. // Сообщ. Акад. наук Груз. ССР. 1965. Т. 40. № 2. С. 421—427.

Гваладзе Г. Е. Формы апомиксиса в роде *Allium* // Апомиксис и селекция. М., 1970. С. 155—159.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Тифлис, 1928. Т. 1. 296 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Изд. 2. Баку, 1940. Т. 2. 284 с.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 747 с.

Егорова Т. В. *Allium* L. // Растения Центральной Азии / Отв. ред. В. И. Грубов. Л., 1977. Вып. 7. С. 18—67.

Зернов А. С. Флора Северо-Западного Кавказа. М., 2006. 664 с.

Иванов А. Л. Конспект флоры Ставрополья. Изд. 2. Ставрополь, 2001. 200 с.

Казакова А. А. Лук // Культурная Флора СССР. Л., 1978. Т. 10. 264 с.

Карягин И. И. Род Лук — *Allium* L. // Флора Азербайджана. Баку, 1952. Т. 2. С. 134—162.

Колаковский А. А. Флора Абхазии. Сухуми, 1938. Т. 1. 322 с.

Колаковский А. А. Растительный мир Колхиды. М., 1961. 460 с.

Колаковский А. А. Флора Абхазии. Изд. 2. Тбилиси, 1986. Т. 4. 362 с.

Комжа А. Л., Попов К. П., Николаев И. А. и др. Красная книга Республики Северная Осетия—Алания. Растения. Владикавказ, 1999. С. 14—138.

Комжа А. Л. Сосудистые растения // Природные ресурсы Республики Северная Осетия—Алания: Растительный мир / Ред. А. Л. Комжа, К. П. Попов. Владикавказ, 2001 (на титуле 2000). С. 109—187.

Косенко И. С. Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. М., 1970. 614 с.

Кудряшова Г. Л. Обзор видов рода *Allium* (*Alliaceae*) Кавказа // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 4. С. 119—132.

Литвинская С. А., Тильба А. П., Филимонова Р. Г. Редкие и исчезающие растения Кубани. Краснодар, 1983. 159 с.

Оганесян М. Э., Агабабян М. В. Род Лук — *Allium* L. // Флора Армении / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Liechtenstein, 2001. Т. 10. С. 282—348.

Павлов Н. В., Поляков П. П. Род Лук — *Allium* L. // Флора Казахстана. Алма-Ата, 1958. Т. 2. С. 134—193.

Раджи А. Д. Лук странный — *Allium paradoxum* (Bieb.) G. Don f. // Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. С. 32—33.

Регель Э. (*Regel E.*) Alliorum adhuc cognitorum monographia // Тр. Петерб. бот. сада. 1875. Т. 3. № 2. С. 3—256.

Семагина Р. Н. Сосудистые растения Кавказского заповедника // Флора и фауна заповедников. М., 1999а. Вып. 76. 106 с.

Семагина Р. Н. Флора Кавказского Государственного природного биосферного заповедника. Сочи, 1999б. 228 с.

Сосновский Д. И. Род *Allium* L. // Флора Грузии. Тбилиси, 1941. Т. 2. С. 466—486. (На груз. яз.)

Солодько А. С., Кирий П. В. Красная книга Сочи. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды: Т. 1. Растения и грибы. Сочи, 2002 / Ред. Н. Н. Портениер. 148 с.

Танфильев В. Н., Кононов В. Н. Каталог дикорастущих растений Ставропольского края. Ставрополь, 1987. 114 с.

Устинова Е. И. Сравнительно-эмбриологическое исследование нормальных и вивипарных видов лука (*Allium*) // Бот. журн. 1994. Т. 29. № 5. С. 232—239.

Устинова Е. И. Аномалии в строении соцветий и цветков у луков // Бот. журн. 1953. Т. 38. № 1. С. 142—145.

Федоров Ал. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: Соцветие. Л., 1979. 296 с.

Фризен Н. В. Луковые Сибири. Новосибирск, 1988. 184 с.

Хромосомные числа цветковых растений / Ред. Ан. А. Федоров. Л., 1969. 928 с.

Хромосомные числа цветковых растений флоры СССР: Семейства *Aceraceae—Menyanthaceae* / Ред. А. Л. Тахтаджян. Л., 1990. 509 с.

Чешмеджиев И. В. Кариосистематични изследвания на видове от род *Allium* L. в България // Фитология. 1979. № 11. 40-—45.

Чолокашвили Н. Б. К изучению системы рода *Allium* L. // Зам. сист. и геогр. раст. Тбилиси, 1975. Вып. 31. С. 36—54.

Boissier E. Diagnoses Plantarum Orientalium novarum // Lipsiae et Parisiis, 1843—1859. Ser. 11. N 4. 146 p.

Boissier E. Flora Orientalis. Genevae; Basileae, 1882. Vol. 5. 868 p.

Cheshmedzhiev I. V. (Чешмеджиев И. В.) Cytotaxonomical study of certain onion species of the section *Allium* // Compt. Rend. Acad. Bulg. Sci. 1974. T. 27. N 8. P. 1109—1112.

Kollmann F. Allium L. // Flora of Turkey and the East Aegean Islands / Ed. by P. H. Davis. Edinburgh, 1984. Vol. 9. P. 98—211.

Konvicka O. Cytotoxonomische Studien von vier sterilen Arten der Gattung *Allium* // Biol. Pl. (Praha). 1972. Bd 14. H. 1. S. 62—70.

Kubešová S. Svatava Česnek podivný (*A. paradoxum*) také na Moravě (*A. paradoxum* recorded in Moravia) // Zprávy České Bot. Spolec. Praha. 1999 (2000). Roc. 34. Cis. 2. P. 177—178.

Levan A. Cytological studies in *Allium*. 3. *Allium carinatum* et *Allium oleraceum* // Hereditas. 1933. Bd 18. S. 101—114.

Levan A. Cytological studies in the *Allium paniculatum* group // Hereditas. 1937. Bd 23. Hf 3. S. 317—370.

Linnaeus C. Species Plantarum. Holmiae, 1753. 560 p.

McNeal D. W. Allium L. // Flora of North America. New York, 2001. Vol. 24. P. 224—280.

Meerts P., Andriessen C., Nagels C. Allium paradoxum (M. Bieb.) G. Don var. *paradoxum*, xenophyte nouveau pour la Belgique, a Wezembeek-Oppem et Waremme // Dumortiera. 2000. Vol. 75. P. 24—26.

Rix M., Phillips R. The Bulb Book a photographic guide to over 800 hardy bulbs. London, 1981. 192 p.

Stearn W. T. European species of *Allium* and allied genera of *Alliaceae*: a synonymic enumeration // Ann. Mus. Goulandris. 1978. Vol. 4. P. 83—198.

Stearn W. T. Allium L. // Flora Europaea / Ed. by T. G. Tutin et al. Cambridge, 1980. Vol. 5. P. 49—69.

Stearn W. T. A paradoxical onion, *Allium paradoxum* var. *normale* // Bot. Mag. 1987. Vol. 4. Part 4. P. 194—199.

Stearn W. T. How many species of *Allium* are known? // Bot. Mag. 1992. Vol. 9. Part 4. P. 180—182.

Wendelbo P. Allium L. // Flora Iranica / Ed. by K. H. Rechinger. Graz-Austria, 1971. N 76. P. 3—100.

Wilde-Duyfjes B. E. E. de. A revision of the genus *Allium* L: (*Liliaceae*) in Africa // Landbouwhogeschogeschool. Wageningen. 1976. Vol. 76. N 11. 237 p.

Zeidler M. Genetic variability among populations of *Allium carinatum* // Thaiszia. J. Bot. 1999. Vol. 9. N 1. P. 81—90.

SUMMARY

A review of the *Allium* species with bulbilliferous umbels is presented. The significance of the feature is shown with the Caucasian species as an example. Some regularities are found of this character in different taxonomic groups, and its correlation with the ploidy level is shown.

УДК 581.1 : 582.475 + 630*416.1 : 632.771

© Л. В. Буглова

АДАПТИВНЫЕ СТРУКТУРНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ У *LARIX SIBIRICA* (*PINACEAE*) ПРИ ЗАРАЖЕНИИ ГАЛЛИЦЕЙ DASINEURA ROZKOVI

L. V. BUGLOVA. THE ADAPTIVE STRUCTURAL CHANGES IN *LARIX SIBIRICA* (*PINACEAE*) WHEN INFECTED BY DASINEURA ROZKOVI

Центральный сибирский ботанический сад РАН
630090 Новосибирск-90, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: luba@csbg.nsc.ru
Поступила 23.01.2006
Окончательный вариант получен 13.04.2007

Описана пролиферация апекса женских шишек и оснований тератоморф при поражении лиственницы большой почковой галлицей (Dasineura rozkovi Mam. et Nik.). Выделено 3 основных типа пролиферации. Образующиеся в результате дополнительные побеги увеличивают ассимиляционную поверхность дерева, что повышает его выживаемость при высокой степени заражения галлицей. Повторное развитие почек на основании тератоморфы и формирование боковых почек замещения описано впервые.

Ключевые слова: почка, лиственничная почковая галлица, *Larix sibirica*, конус нарастания, пролиферация, терата, брахибласт, ауксибласт.

В южной и центральной части своего ареала массивы лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в значительной мере подвержены заражению большой лиственничной почковой галлицей (Dasineura rozkovi Mam. et Nik.) (Исаев и др., 1983). Наибольший ущерб галлица наносит семенным плантациям, сокращая (часто полностью уничтожая) урожай семян. При 25—50%-м заражении деревья резко снижают урожай шишек, а при 60—70%-м вообще перестают их производить (Буглова, Баранчиков, 1998). Качество и количество древесины практически не зависят от заражения почковой галлицей, так как энтомопаразит почти не изменяет прирост деревьев в ширину и высоту (Никольский и др., 1983). Деревья не погибают даже при 90%-м заражении энтомовредителем из-за специфики взаимоотношений между насекомым и деревом-хозяином (Коломиец, 1955; Baranchicov, 1990).

Заражение почек галлицей происходит в мае, до их дифференциации на ауксибласты, брахибласты или генеративные органы. Поэтому сформированные в предыдущем году и возобновляющие весной развитие ауксибласты, мужские и женские шишки не поражаются энтомовредителем. Хвоя зараженного брахибласта продолжает фотосинтетическую деятельность в течение всего вегетационного сезона года заражения. Но в последующие годы она не возобновляется из-за гибели почек, переродившихся в «галлы». По классификации Э. И. Слепяна (1973), резкое видоизменение биохимических процессов, приводящее к полному перерождению пораженного органа, происходящее под влиянием паразита, следует называть тератоморфогенезом, а паразитарное новообразование — тератой (тератоморфой). В литературе описаны различные компенсаторные механизмы, увеличивающие площадь ассимиляционной поверхности дерева, — увеличение длины ауксибластов, числа и размеров хвоинок неповрежденных брахибластов (Вержуцкий, 1972; Baranchikov, 1989). Мы показали, что восстановление асимиляционного аппарата у зараженных галлицей деревьев происходит путем пролиферации оснований тератоморф и апекса женских шишек (Буглова, 1998, 1999, 2000).

Цель данной работы — изучение явления пролиферации у лиственницы сибирской при ее заражении большой почковой галлицей, поскольку данное явление, довольно хорошо описанное в животном мире (Структурные основы.., 1987), слабо изучено у растений.

Материал и методика

Изучение пролиферации у лиственницы проводилось в предгорьях Кузнецкого Алатау (Хакасия) и в окрестностях г. Красноярска (Академгородок). В разреженных древостоях создаются хорошие условия для распространения почковой галлицы. Для определения степени освоения деревьев применяли энтомологические методы учета (Гуров, Петренко, 1988; Никольский, Матвеева, 1978). Для изучения пролиферации тератоморф использованы цитологические и гистологические методы. Постоянные препараты готовили по стандартной методике (Прозина, 1960). Фиксировали в ФУС (формалин, уксус, спирт), окрашивали гематоксилином.

Качество семян определяли при помощи рентгенографического анализа (Щербакова, 1965).

Результаты и обсуждение

Лёт галлицы в окрестностях Красноярска и в Хакасии наблюдается в середине мая, через 10—12 дней после начала пыления лиственницы, и продолжается в течение нескольких дней. Личинки появляются через 12—14 дней после откладки яиц, что совпадает с процессом заложения кроющих чешуй и формирования почки. После заражения галлицей под влиянием личинки морфогенез пораженных почек изменяется. Меристематическая активность зараженной почки возрастает, процесс дифференциации ткани ускоряется и конус нарастания к третьей декаде июля резко увеличивается в размерах. В этот период конус нарастания зараженной почки крупнее, чем незараженной (рис. 1). Первый визуально определяемый симптом увеличения кроющих чешуй зараженной почки можно заметить уже в конце июня. У незараженных галлицей почек процесс заложения кроющих чеушй по периферии ложа останавливается в начале июля, тогда как у зараженных, как правило, интенсивно продолжается до первой декады августа. В августе рост конуса нарастания в высоту у зараженных почек прекращается, он постепенно деформируется, основание почки превращается в плоское ложе будущей тераты. Высота сформированных

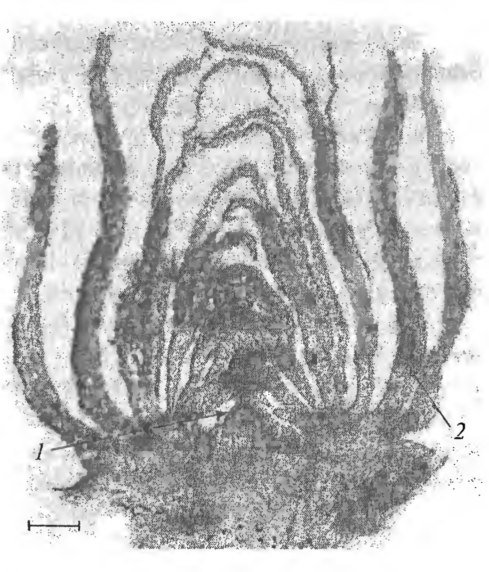


Рис. 1. Нормально развивающаяся терата (2 VII 1995).

1 — конус нарастания, *2* — кроющие чешуи тератоморфы. На других рисунках кроющие чешуи частично или полностью удалены. Масштабная линейка — 1 мм.

тератоморф составляет от 5 до 13 мм при диаметре основания 10 мм. Осенью бóльшая часть тератоморф (около 80 %) засыхает, вероятно из-за прекращения притока питательных веществ.

Незначительная часть деревьев, около 3—5 %, проявляет абсолютную устойчивость к почковой галлице (Буглова, 2000).

Пролиферация оснований тератоморф

Гистологические исследования показали, что у большинства зараженных галлицей деревьев меристематическая активность ложа у части тератоморф сохраняется (Буглова, 1998, 1999). В зависимости от степени развития тератоморф и активности личинки галлицы возможны различные варианты формирования меристем на основании тераты.

При нормальном развитии личинки или ее гибели на поздних стадиях развития формирование центральной почки становится невозможным из-за ингибирования развития и гибели апекса. При этом в базальной части некоторых тератоморф из остатков периферической зоны апикальной меристемы, покрывающей все основание тераты, начинают развиваться одиночные или множественные почки (рис. 2, *б*). В августе среди крупных клеток паренхимы можно обнаружить бугорки меристемы, способные к дальнейшему развитию. Мы классифицировали их как боковые почки замещения. После короткого периода хаотичного деления клеток начинается дифференциация ткани. В конце сентября формируются аномальные зимующие почки, у которых степень развития кроющих чешуй и примордий хвои различна. В этот же период в рыхлой паренхиме основания тераты формируются меристематические зоны, из которых в дальнейшем развиваются приводящие пучки (рис. 3). Степень сформированности проводящего пучка ко времени окончания вегетационного сезона оказывает существенное влияние на жизнеспособность боковых почек замещения в зимний период. На одном основании тератоморфы может формироваться несколько (до 12) боковых почек замещения, вокруг которых формируются примордии хвои и кроющих чешуй (рис. 4, *2*). Осенью и в период зимнего покоя мы наблюдали и почки с примордиями, и «голые» — недифференцированные конусы нарастания. При формировании единственной почки замещения на основании тераты на гистологических срезах можно наблюдать остатки централь-

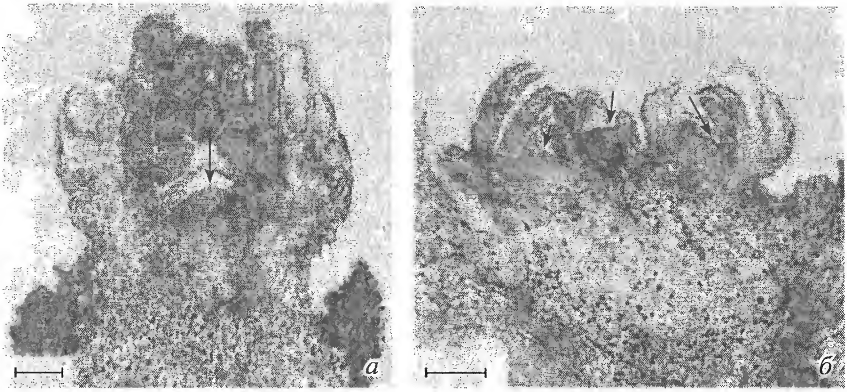


Рис. 2. Пролиферация оснований тератоморф.

Стрелками показаны конусы нарастания. *а* — повторная инициация центральной почки, *б* — развитие множественных боковых почек замещения. Масштабная линейка — 1 мм.

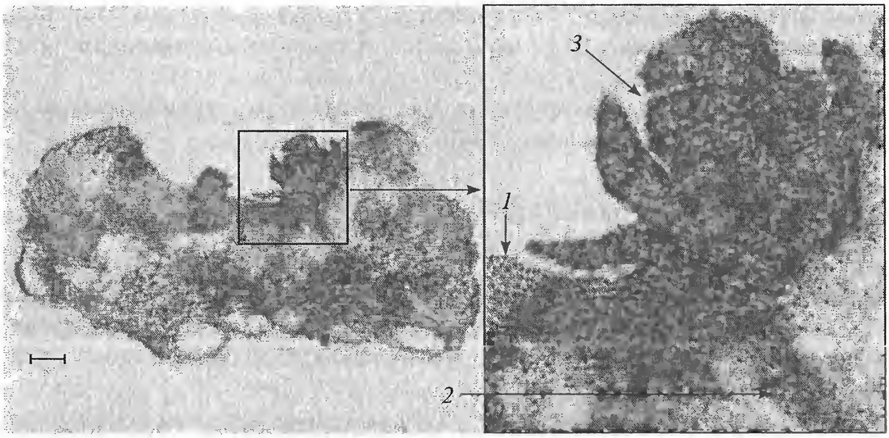


Рис. 3. Развитие единственной боковой почки замещения (2 IX 1995).

1 — разрушенный конус нарастания основания тератоморфы, *2* — формирующийся проводящий пучок, *3* — конус нарастания боковой почки замещения. Масштабная линейка — 1 мм.

ного конуса нарастания (рис. 3). Около 11—20 % тератоморф на каждом дереве способны формировать боковые почки замещения вне зависимости от степени освоения галлицей. Данное явление есть индивидуальный отклик дерева на заражение. В зимний период слабо развитые боковые почки погибают. В следующий вегетационный сезон уцелевшие недифференцированные конусы нарастания завершают свое формирование (рис. 4, *4*) и образуют сначала типичные почки, затем вегетативные или генеративные побеги. Таким образом, за счет образования дополнительных побегов почковая галлица влияет на формирование ветвления у зараженных деревьев.

В нашей работе подтвердились данные В. И. Никольского (1982) о том, что личинки в почке погибают на разных стадиях развития. Известно, что в случае гибели личинки через 1—1.5 недели после того, как она достигнет конуса нарастания, про-

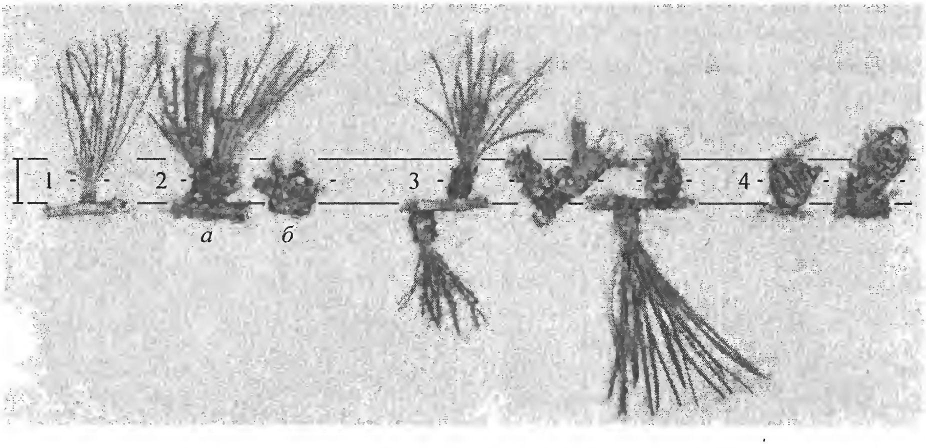


Рис. 4. Пролиферирующие брахибласты на основании тераты.

1 — нормальный брахибласт, *2* — боковые почки замещения на основании тераты (*а* — 2 почки, *б* — 5 почек, иглы частично обрезаны и удалены), *3* — почки после повторной инициации центрального конуса нарастания, *4* — боковые почки замещения завершают свое формирование. Масштабная линейка (слева) — 1 см.

цесс образования тератоморфы становится автономным (Баранчиков, Малютина, 1987). Этот период совпадает с высокими темпами роста апикального конуса в высоту. Если гибель личинки происходит на ранних стадиях развития, до момента завершения роста конуса нарастания в высоту и потери своих функций, то создаются условия для инициации повторного развития центральной почки. Поскольку развитие тератоморфы без личинки невозможно, ее гибель приводит к подавлению процессов тератоморфогенеза, что делает возможным развитие центральной почки. Мы наблюдали деревья без терат, с развитыми тератами и с большим процентом недоразвитых терат. При этом на деревьях встречаются все размеры недоразвитых тератоморф, плавно переходящих в нормальные почки. Повторная инициация центрального конуса нарастания наблюдается у 20—60 % терат. Кроющие чешуи при этом обычно не развиваются, поскольку почка достаточно хорошо защищена разросшимися чешуйками тераты (рис. 2, *а*). В результате к осени формируется почка с довольно крупным по сравнению с нормой конусом нарастания, имеющим характерно округлую форму, и примордиями хвоинок. Примордии хвоинок или стробилов такой почки внешне не отличаются от типичных (рис. 4, *3*). Дальнейшее развитие таких почек может происходить как по вегетативному, так и по генеративному пути. Процесс повторной инициации центрального конуса нарастания в большей степени зависим от заражения почковой галлицей, чем образование боковых почек замещения.

Пролиферация апекса шишек

Пролиферация верхушки шишки впервые зарегистрирована В. Н. Сукачевым (1938) у лиственницы сибирской. В дальнейшем это явление было обнаружено у других сосновых (Eis, 1970; Tosh, Powell, 1986; Owens, 1992). Пролиферация женских стробилов у лиственницы сибирской может проявляться как у зараженных, так и резистентных к почковой галлице деревьев. Пролиферирует, как правило, верхняя часть шишки. Процесс израстания осуществляется вследствие активизации роста верхушечной меристемы главной оси (Tretyakova et al., 1998).

По анатомическим и морфологическим характеристикам мы классифицировали 3 различных типа пролиферации апекса шишки у лиственницы сибирской.

1. Наиболее распространенным результатом пролиферации женской шишки является образование почки. При этом верхушечная меристема шишки преобразуется в хвоинки и почку по типу брахибласта. Это явление встречается в среднем у 30 % деревьев в изученной популяции и не зависит от степени освоения деревьев энтомовредителем. Если вместе с почкой на верхушке шишки образуются хвоинки, то пролиферацию первого типа не сложно обнаружить визуально. Но когда хвоя отсутствует, почка закрыта чешуйками шишки и увидеть ее можно только при их удалении (рис. 5, 6).

2. Гораздо реже следствием активизации меристематической деятельности является появление вегетирующего побега длиной от 5 до 100 мм. Он встречается у 3—5 % деревьев в популяции. Это наиболее известный тип пролиферации (рис. 7).

У женских шишек с пролиферацией по первому и второму типам формируется столько же семенных чешуй, сколько у обычных (26—29), развиваются нормальные семена, не уступающие по весу и качеству обычным.

3. Иногда под воздействием вызванных галлицей изменений и генотипа дерева-хозяина происходит образование генеративного побега, на котором располагаются семенные чешуи. Он встречается очень редко. В этом случае длина вегета-

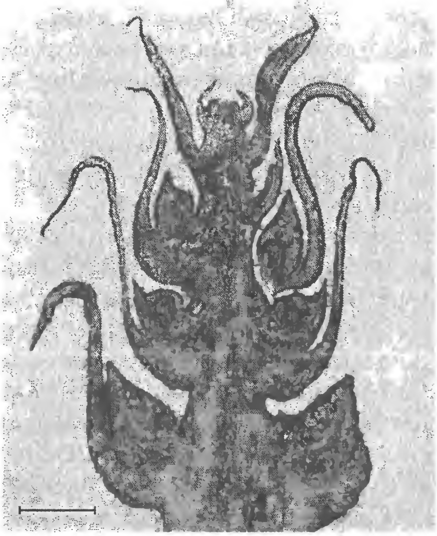


Рис. 5. Женская шишка (9 V 1997), поперечный разрез.

Пролиферация отсутствует. Масштабная линейка — 1 мм.

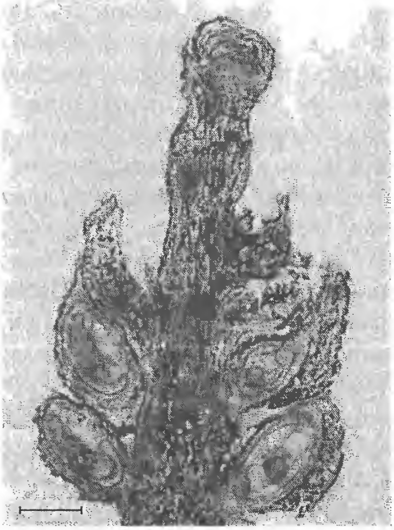


Рис. 6. Женская шишка (5 VI 1997), поперечный разрез.

Пролиферация первого типа — формирование почки. Масштабная линейка — 1 мм.

тивной части более чем в 2 раза превышает длину шишки. Обычно происходят метаморфозы семенных чешуй в хвою. Ширина шишки намного меньше средней нормы (10—13 против 16 мм) за счет уменьшения ширины семенных чешуй (рис. 8). Репродуктивная функция у таких побегов подавлена, в шишках семена или не формируются вовсе, или формируются полностью пустые. В период формирования генеративных побегов происходит переход апикальных меристем от вегетативной фазы (брахибласт) к генеративной (шишка) и затем вторично к вегетативным образованиям. В конце вегетационного сезона почки и побеги, образовавшиеся на вершине шишки, засыхают и на следующий год обычно не возобновляются. Генеративные побеги развиваются только из почек, сформировавшихся путем пролиферации оснований тератоморф. Поэтому мы относим данное явление к специфической адаптивной реакции дерева на повреждения почковой галлицей.

Таким образом, лиственница сибирская проявляет индивидуальную изменчивость по способности к пролиферации оснований тератоморф и апекса шишек. При отсутствии заражения галлицей эта способность находится в латентном состоянии, проявляется только в пролиферации мегастробила и не имеет эволюционного значения. Предположительно генотип дерева играет важную роль во взаимоотношении между деревом-хозяином и паразитом. При заражении энтомовре-

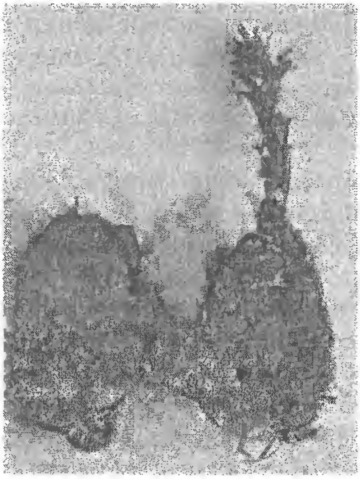


Рис. 7. Шишки (30 VII 1997).

Слева обычная шишка, справа пролиферация второго типа — образование побега.

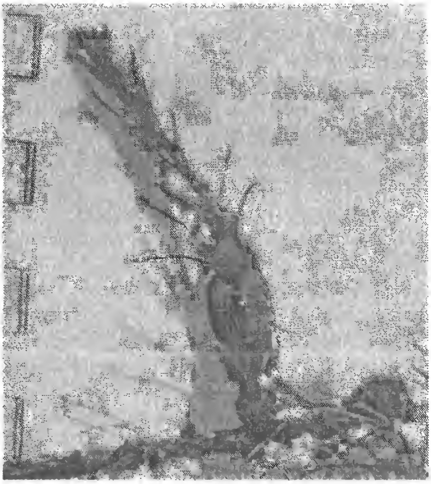


Рис. 8. Пролиферация шишки по третьему типу — генеративный побег (18 VII 1997).

дителем образование пролиферирующих побегов способствуют восстановлению ассимиляционного аппарата. Развитие дополнительных почек, в свою очередь, дает возможность деревьям производить небольшое количество шишек и семян даже при высокой степени заражения почковой галлицей (свыше 50 %). В природе это может иметь важное адаптивное значение, так как в естественных популяциях Хакасии возобновление происходит за счет неустойчивых к почковой галлице деревьев. Однако низкая семенная продуктивность семенных плантаций лиственницы, зараженных большой почковой галлицей, в настоящее время не позволяет вести заготовки семян в промышленных масштабах, что является серьезной проблемой, требующей решения.

Благодарности

Автор выражает благодарность Т. В. Коломейчук, О. Ю. Васильевой за комментарии к статье, П. П. Силкину за помощь в изготовлении электронных фотографий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранчиков Ю. Н., Малютина В. С. Рост почек и устойчивость лиственниц к поражению галлицей // Лесоведение. 1987. № 3. С. 39—45.

Буглова Л. В. Развитие жизнеспособных галлов лиственницы сибирской // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков. Тез. докл. 11 (X) съезда РБО. Т. 1. СПб., 1998. С. 16.

Буглова Л. В. Тератоморфогенез почек лиственницы сибирской под влиянием большой почковой галлицы // Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений. Матер. 11-й Всерос. науч.-практ. конф. Красноярск, 1999. С. 90—91.

Буглова Л. В. Особенности половой репродукции у лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.), зараженной лиственничной почковой галлицей (Dasineura rozkovi Mam. et Nik.). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2000. 20 с.

Буглова Л. В., Баранчиков Ю. Н. Семенная продуктивность женских шишек лиственницы сибирской, зараженной лиственничной почковой галлицей // Энтомологические исследования в Сибири. Вып. 1. Красноярск, 1998. С. 90—91.

Вержуцкий Б. Н. Морфологические изменения у деревьев, поврежденных почковой галлицей // Анатомические, гистохимические и биохимические преобразования у лиственницы при повреждении насекомыми. Иркутск, 1972. С. 68—76.

Гуров А. В., Петренко Н. М. Методы учета трофической активности насекомых-филлофагов в лесном биогеоценозе // Лесоведение. 1988. № 5. С. 15—19.

Исаев А. С., Никольский В. И., Матренина Р. М. Биология и экология лиственничной почковой галлицы в лесах средней Сибири // Лесная энтомология (Труды ВЭО). Л., 1983. С. 108—122.

Коломиец Н. Г. Лиственничная почковая галлица — Dasineura laricis F. Lw. (Diptera, Cecidomiidae) в лесах Сибири // Зоол. журн. 1955. Т. 34. № 2. С. 347—350.

Никольский В. И. Развитие почковой галлицы Dasineura laricis F. Lw. (Diptera, Cecidomiidae) на лиственнице в Сибири // Зоол. журн. 1982. Т. 21. Вып. 1. С. 27—35.

Никольский В. И., Матвеева И. Б. Стациальное размещение и динамика численности лиственничной почковой галлицы в лесах южной части Красноярского края // Закономерности распространения и динамика численности лесных насекомых. Красноярск, 1978. С. 5—19.

Никольский В. И., Матренина Р. М., Рыжкова Т. С. Эндопаразитарные взаимоотношения лиственничной почковой галлицы и лиственницы сибирской // Роль взаимоотношений растение—насекомое в динамике численности лесных вредителей. Красноярск, 1983. С. 169—183.

Прозина Н. М. Ботаническая микротехника. М., 1960. 199 с.

Слепян Э. Л. Патологические новообразования и их возбудители у растений. Галлогенез и паразитарный тератоморфогенез. М., 1973. 512 с.

Структурные основы адаптации и компенсации нарушенных функций / Под ред. Д. С. Саркисова. М., 1987. 448 с.

Сукачев В. Н. Дендрохронология. Л., 1938. 574 с.

Щербакова М. А. Определение качества семян хвойных рентгенографическим методом. Красноярск, 1965. 35 с.

Baranchikov Y. N. Manipulation of host plant biomass allocation and resource regulation by the Larch bud gall midge // Forest incect guilds: patterns of interaction with host trees, Abakan, Siberia, USSR, August 13—17. 1989. P. 291—292.

Eis S. Reproduction and reproductive irregularities of *Abies lasiocarpa* and *A. grandis* // Can. J. Bot. 1970. Vol. 48. P. 141—143.

Owens J. N. Reproductive biology of larch // Ecology and Management of *Larix* Forests: A look ahead. USA, October 5—9. 1992. P. 97—109.

Tosh K. J., Powell G. R. Proliferated, bisporangiate, and other atypical cones occurring on young plantation — growth *Larix larisina* // Can. J. Bot. 1986. N 64. P. 469—475.

Tretyakova I. N., Buglova L. V., Baranchikov Y. N. Sex transformation in *Larix sibirica* // *Larix*-98: World Resourses for Breeding, Resistance and Utilization. (IUFRO Int. Symp.) 1—5 September, 1998, Krasnoyarsk, Siberia, Russia. P. 97—98.

Baranchikov Y. N. Herbivorous insects adaptation to individuality of host plants: bud gall midge on Siberian larch // Symp. Biol. Hung., 1990. Vol. 39. P. 225—226.

SUMMARY

The paper describes the effect of larch bud gall midge (Dasineura rozkovi Mam. et Nik.) infection on female cone apex and terate bases proliferations. We distinguish 3 main types of top seed cone apical meristem proliferation. Additional shoots formed by proliferation increase the assimilating surface thus raising a survival of a tree, the fact being of essential importance in case of high population level of gall midge. The repeated initiation of buds and additional shoot lateral buds of replacement has been first established and described.

УДК 581.822; 581.84

Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 2

© Л. Е. Муравник

УЛЬТРАСТРУКТУРА ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ЖЕЛЕЗОК *DIONAEA MUSCIPULA* И *ALDROVANDA VESICULOSA* (*DROSERACEAE*)

L. E. MURAVNIK. ULTRASTRUCTURE OF DIGESTIVE GLANDS ON *DIONAEA MUSCIPULA* AND *ALDROVANDA VESICULOSA* (*DROSERACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: lemur50@mail.ru
Поступила 25.05.2007

Исследование посвящено изучению динамики ультраструктурных особенностей клеток пищеварительных железок *Dionaea muscipula* Ellis и *Aldrovanda vesiculosa* L. в ходе их дифференциации и функционирования. В процессе онтогенеза у обоих видов обнаружены изменения эндомембранной системы секреторных клеток: первоначально одиночные цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР) по завершении дифференциации собирались в стопки и сохраняли агрегированное состояние вплоть до попадания насекомого на поверхность ловушки. В ходе дифференциации активность аппарата Гольджи (АГ) была направлена на формирование протуберанцев оболочки, для чего тельца Гольджи образовывали многочисленные крупные пузырьки с гладкими мембранами, не-

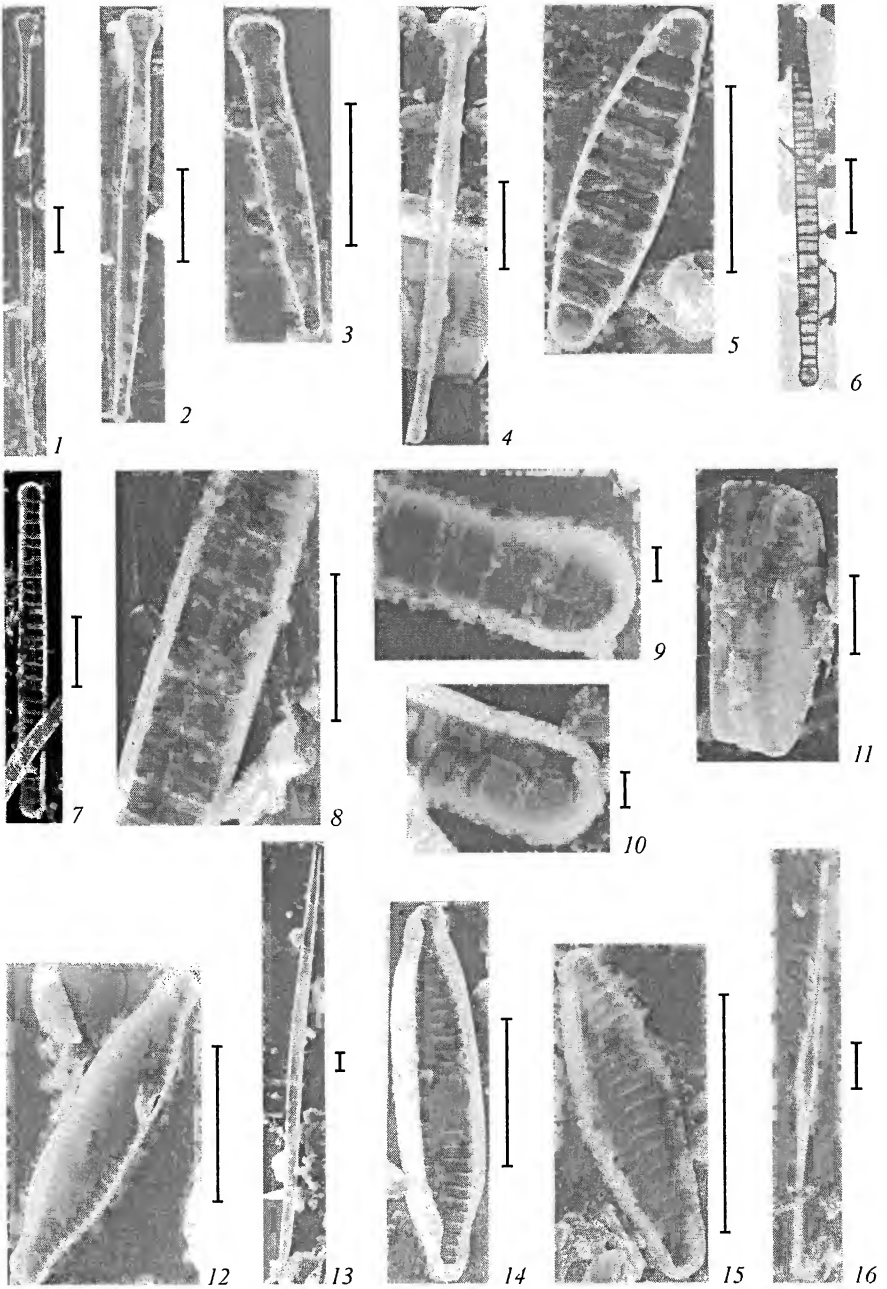


Таблица I.

1 — *Asterionella formosa*; *2, 3* — *A. ralfsii* var. *ralfsii*; *4* — *A. ralfsii* var. *americana*; *5* — *Diatoma moniliformis*; *6—10* — *D. tenue*: *8* — строение створки с внутренней стороны, *9* — конец створки с поровым полем, без двугубого выроста, *10* — конец створки с поровым полем, с двугубым выростом; *11* — *D. vulgaris*; *12* — *Fragilaria* cf. *alpestris*; *13* — *F. biceps*; *14* — *F. capucina* var. *vaucheriae*; *15* — *F. capucina* var. (?); *16* — *F. crotonensis*. *1—5, 7—16* — СЭМ, *6* — ТЭМ. *1—3, 5, 7—10, 12—15* — створки с внутренней поверхности; *4, 11, 16* — створки с наружной поверхности. Масштабные линейки, мкм: *1—7, 11—16* — 10; *8* — 5; *9, 10* — 1.

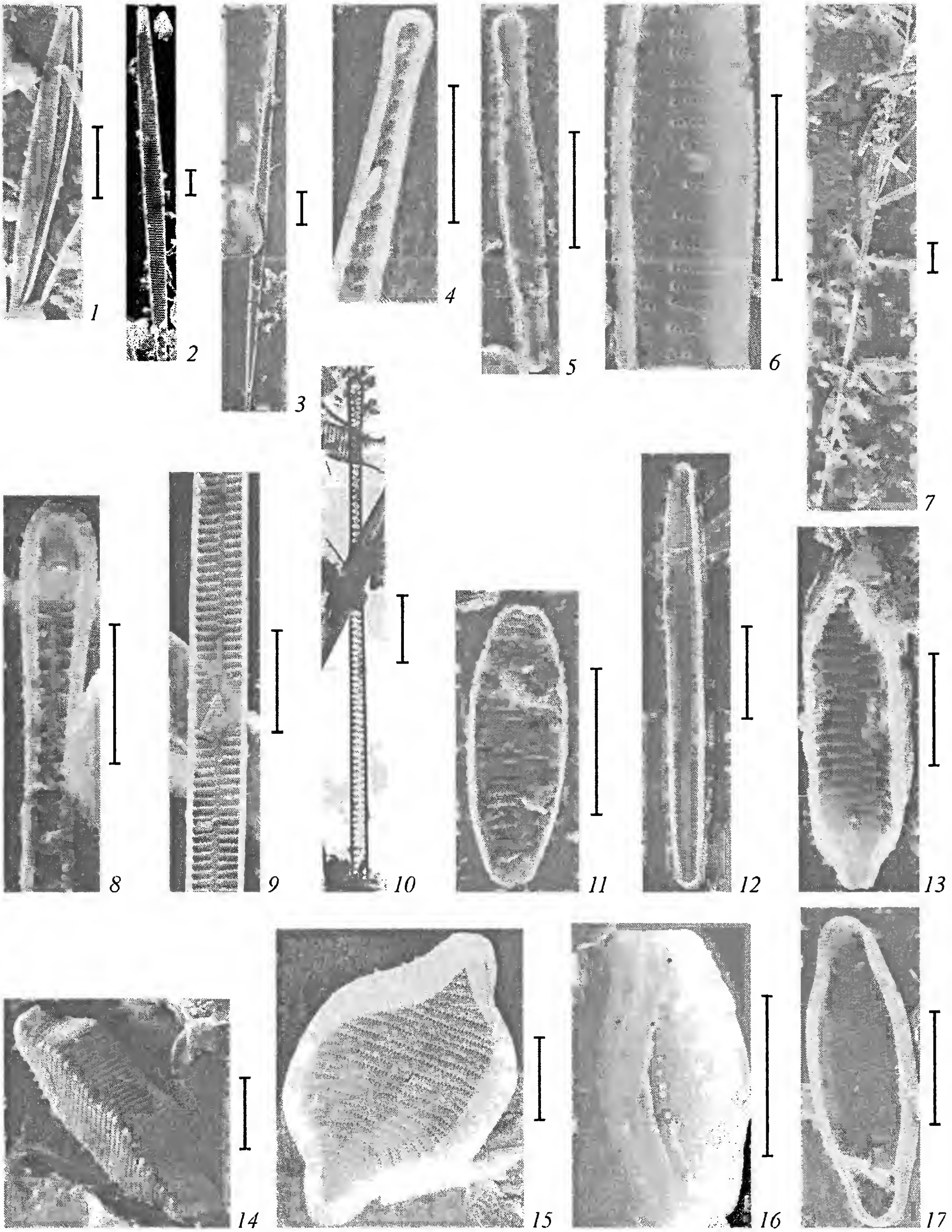


Таблица II.

1 — *Fragilaria delicatissima*; *2* — *F. ulna* var. *ulna*; *3*, *4* — *F. ulna* var. *acus* (*4* — конец створки с двугубым выростом); *5*, *6* — *Fragilaria* (?) sp. 1: *6* — центральная часть створки с двугубым выростом; *7—10* — *Fragilaria* sp. 2: *8* — конец створки с двугубым выростом, *9* — центральная часть створки; *11* — *Fragilaria* sp. 3; *12* — *Fragilaria* sp. 4; *13* — *Fragilaria* sp. 5; *14* — *Fragilariforma constricta* f. *constricta*; *15* — *F. constricta* f. *stricta*; *16*, *17* — *F. virescens*. *1—9*, *11—17* — СЭМ, *10* — ТЭМ. *2—9*, *11—13*, *17* — створки с внутренней поверхности; *1*, *14—16* — створки с наружной поверхности. Масштабные линейки, мкм: *1—3*, *5*, *9—12*, *16*, *17* — 10; *4*, *6*, *8*, *13—15* — 5; *7* — 30.

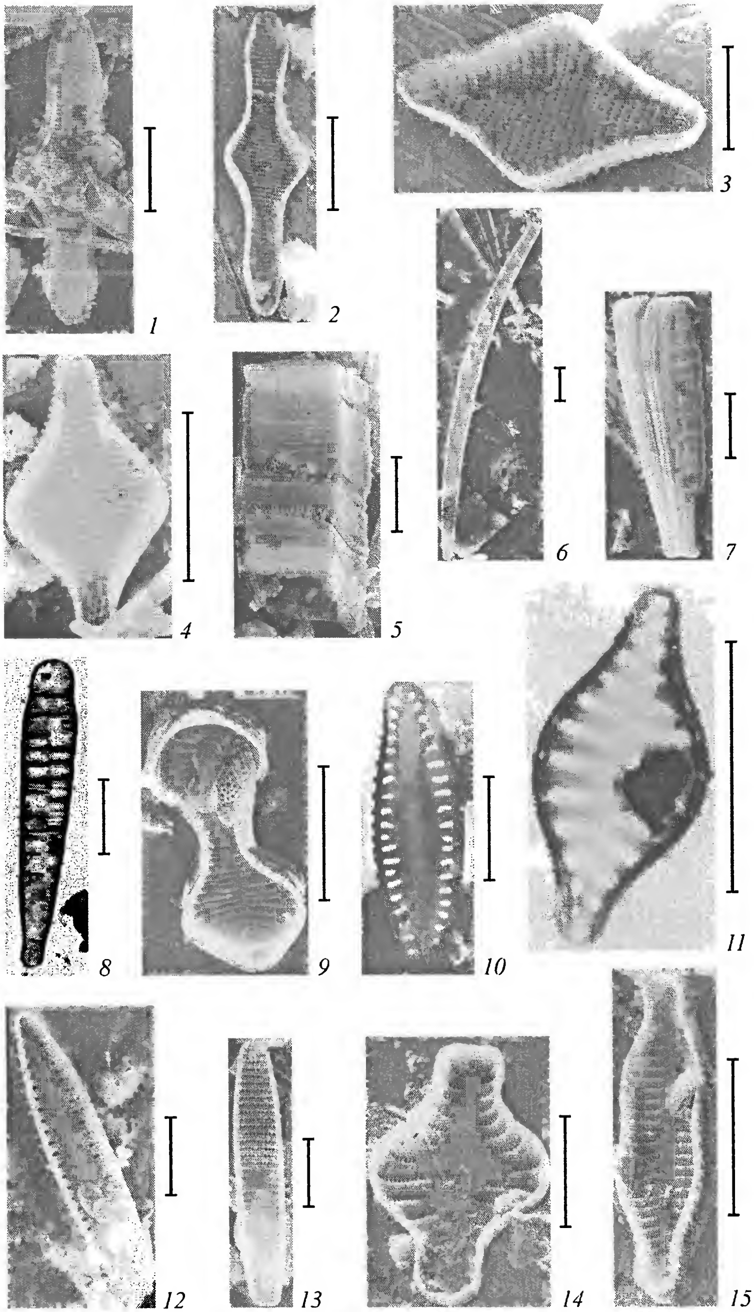


Таблица III.

1, 2 — *Fragilariforma* sp. 1; *3—5* — *Fragilariforma* sp. 2; *6* — *Hannaea arcus*; *7* — *Meridion circulare* var. *circulare*; *8* — *M. circulare* var. *constrictum*; *9* — *Oxyneis binalis*; *10* — *Pseudostaurosira brevistriata*; *11* — *P. microstriata* var. *spinosa*; *12* — *P. zeilleri* var. *elliptica*; *13* — *Stauroforma exiguiformis*; *14* — *Staurosira construens* var. *construens*; *15* — *S. construens* var. *binodis*. *1—7*, *9*, *12—15* — СЭМ, *8*, *10*, *11* — ТЭМ. *2—4*, *6*, *9*, *12—15* — створки с внутренней поверхности, *1*, *7* — створки с наружной поверхности. Масштабные линейки, мкм: *1—2*, *4—9*, *15* — 10; *3*, *10—14* — 5.

К с. 250

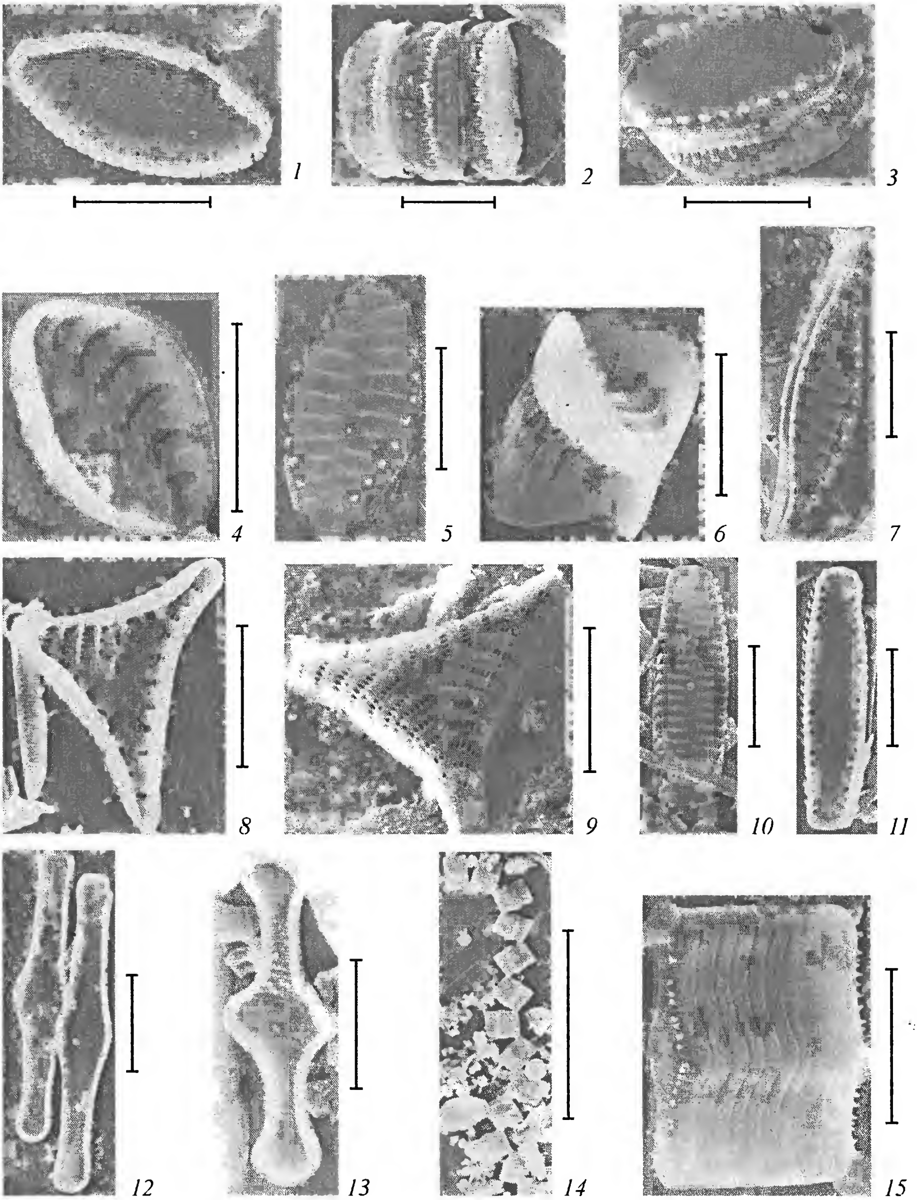


Таблица IV.

1 — *Staurosira construens* var. *venter*; *2, 3* — *S. elliptica*; *4* — *S. martyi*; *5* — *S. mutabilis*; *6, 7* — *S. oldenburgiana*; *8, 9* — *S. pinnata* var. *trigona*; *10, 11* — *Staurosira* sp.; *12—15* — *Tabellaria flocculosa: 14* — колония, *15* — панцирь из этой колонии с большим количеством вставочных ободков. СЭМ. *1, 4, 6, 8, 11—13* — створки с внутренней поверхности, *3, 5, 7, 9, 10, 14, 15* — створки с наружной поверхности. Масштабные линейки, мкм: *1—11* — 5; *12—15* — 10.

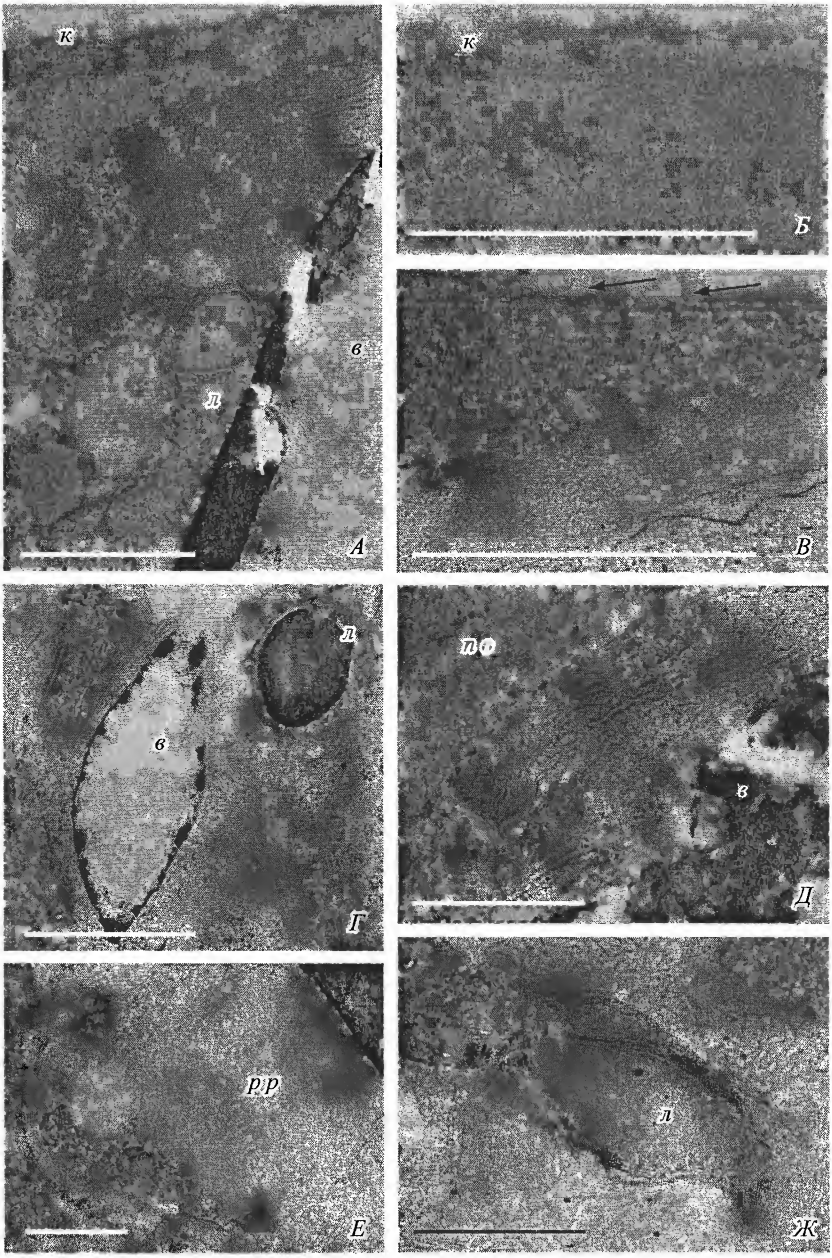


Таблица I. Строение клеточной оболочки, вакуолей и некоторых органелл секреторных клеток в процессе дифференциации пищеварительных железок.

Клеточная оболочка дифференцирующейся (*А*) и зрелой (*Б*) железки *Dionaea muscipula*; *В* — клеточная оболочка зрелой железки *Aldrovanda vesiculosa* с кутикулярными порами (*стрелки*); вакуоль в дифференцирующейся (*Г*) и зрелой (*Д*) железке *D. muscipula*; *Е* — вакуолеподобное расширение ГЭР с содержимым в дифференцирующейся железке *D. muscipula*; *Ж* — лейкопласт и митохондрии в зрелой железке *D. muscipula*. *в* — вакуоль, *к* — кутикула, *л* — лейкопласт, *п о* — протуберанец оболочки; *р р* — ретикулярное расширение. Масштабная линейка — 1 мкм.

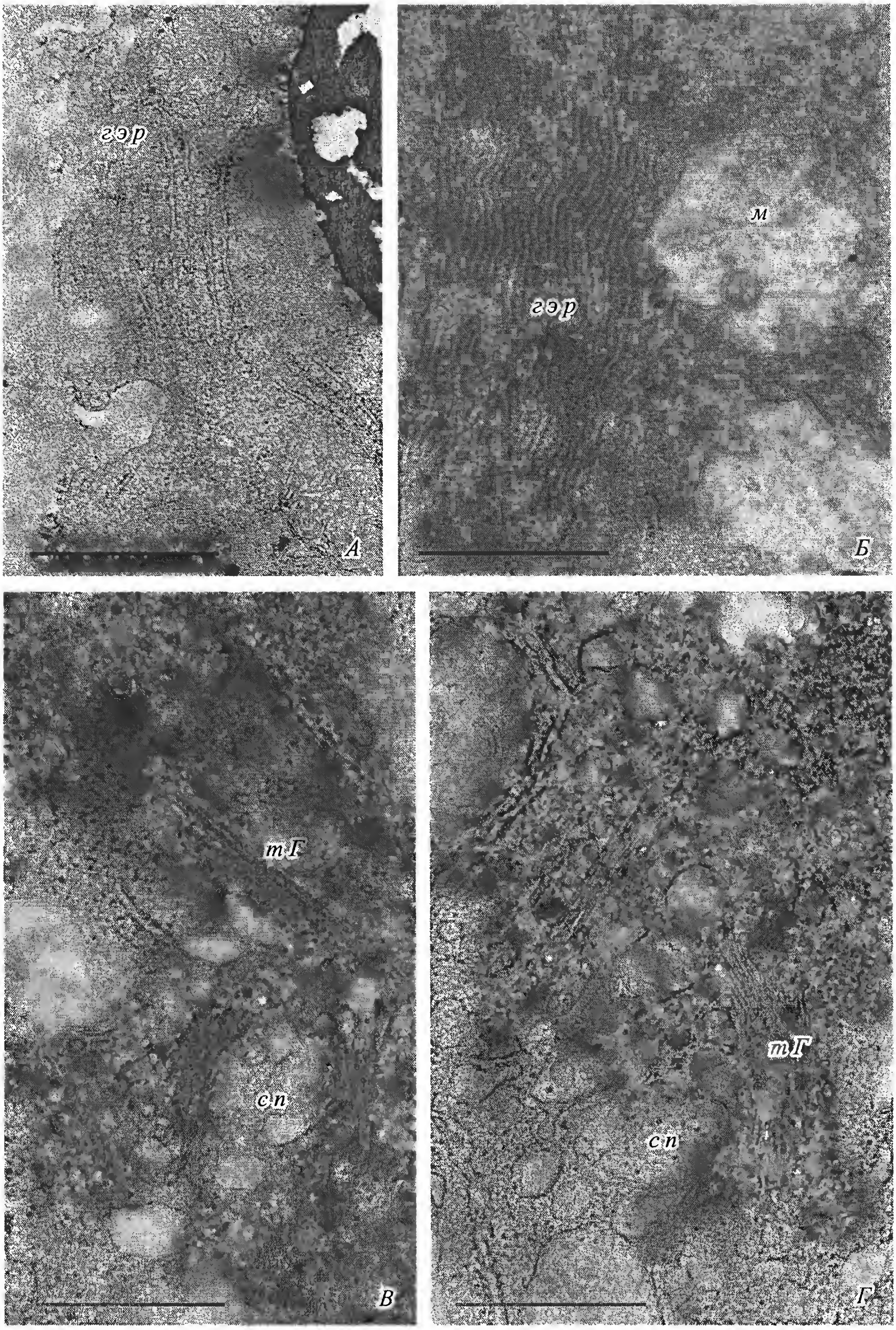


Таблица II. Состояние эндомембранной системы в нестимулированных железках.

Агрегированный ГЭР в пищеварительных железках *Dionaea muscipula* (*А*) и *Aldrovanda vesiculosa* (*Б*); аппарат Гольджи с крупными секреторными пузырьками в пищеварительных железках *D. muscipula* (*В*) и *A. vesiculosa* (*Г*). *г э р* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *м* — митохондрия, *с п* — секреторный пузырек, *т Г* — тельце Гольджи. Масштабная линейка — 1 мкм.

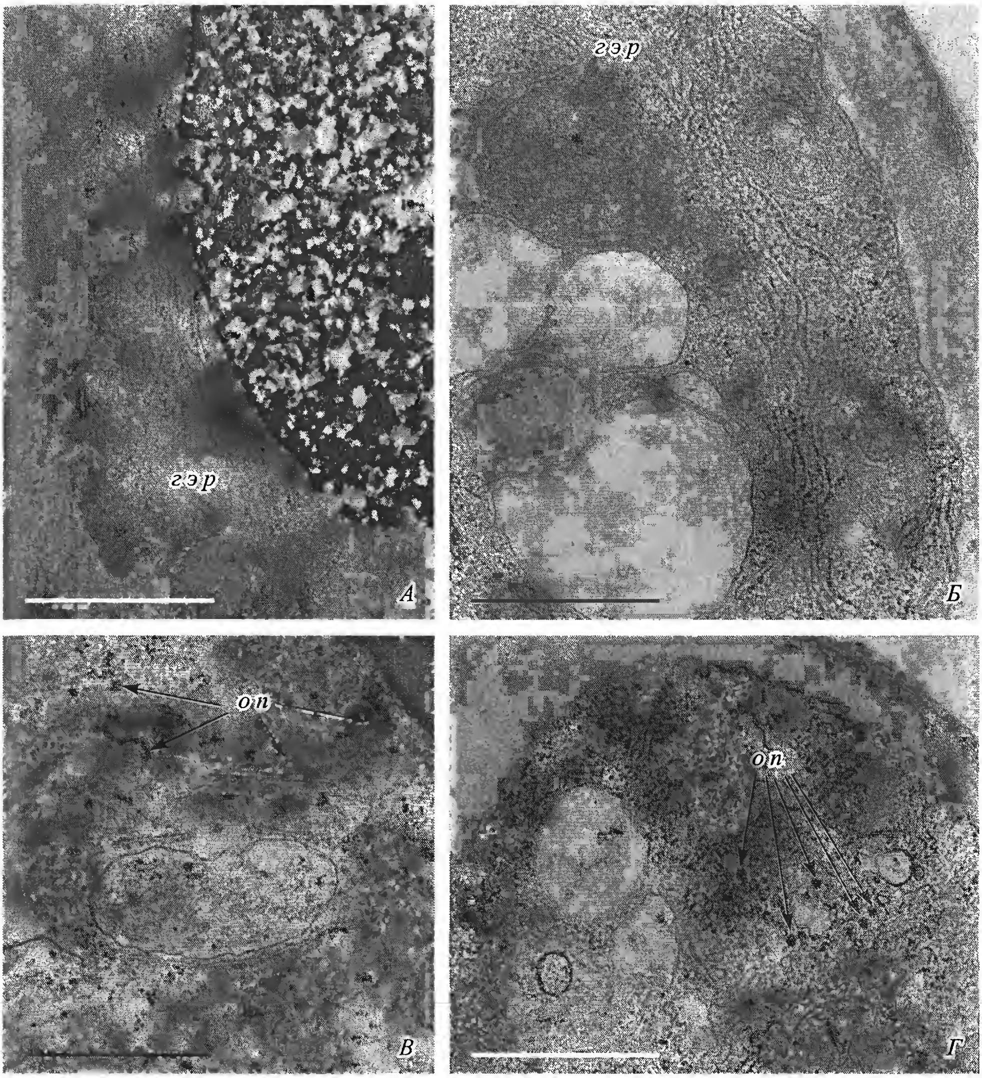


Таблица III. Состояние эндомембранной системы в стимулированных железках.

Диссоциация стопок цистерн ГЭР в пищеварительных железках *Dionaea muscipula* (*А*) через 2 сут и *Aldrovanda vesiculosa* (*Б*) через 1 сут после стимуляции; аппарат Гольджи с окаймленными пузырьками в пищеварительных железках *D. muscipula* (*В*) через 1 сут и *A. vesiculosa* (*Г*) через 1 сут после стимуляции. *о п* — окаймленный пузырек. Остальные обозначения те же, что в табл. II. Масштабная линейка — 1 мкм.

К ст. О. И. Юдаковой, с. 300

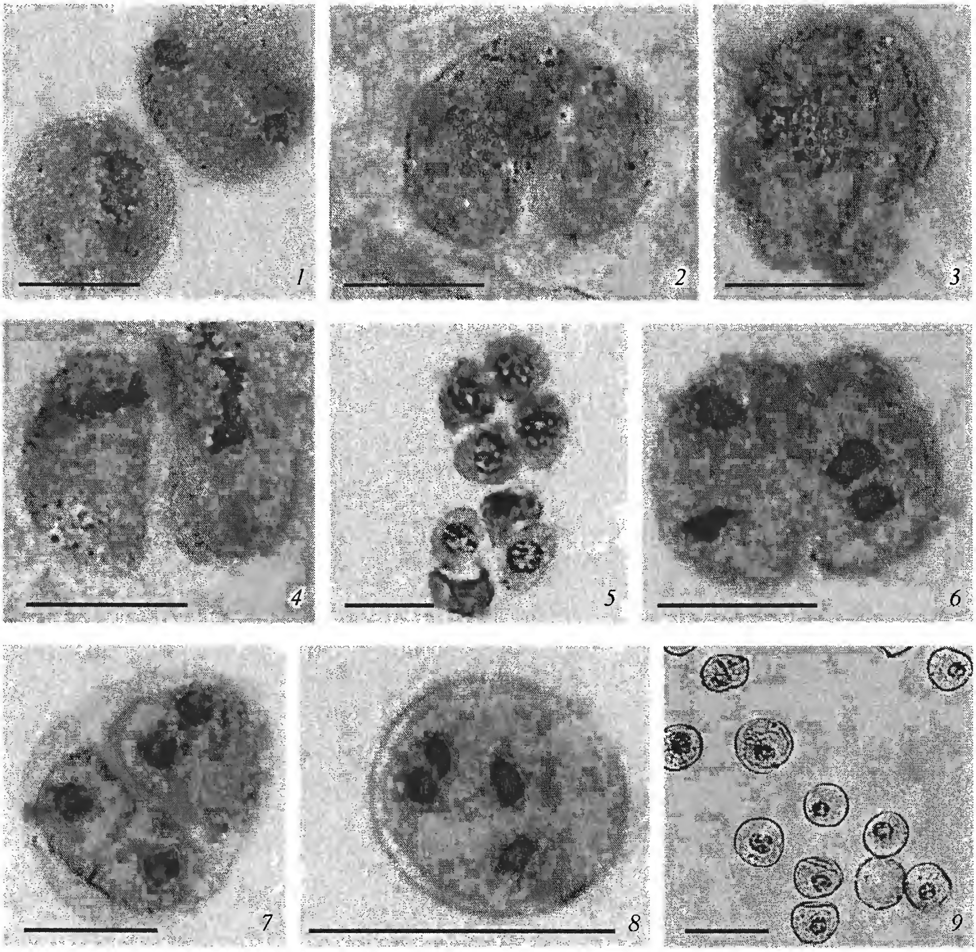


Таблица. Аномалии микроспорогенеза у апомиктичной формы *Poa pratensis*.

1 — расхождение хромосом в анафазе I; *2, 3* — диада микроспор с пустой клеткой и клеткой на стадии метафазы II; *4* — расхождение хромосом на стадии анафазы II; *5* — тетрада микроспор с безъядерной клеткой; *6* — нерасхождение групп хромосом в одной из клеток во втором делении мейоза; *7* — образование двуядерной микроспоры и безъядерной клетки на стадии телофазы II; *8* — зрелое пыльцевое зерно с четырьмя спермиями; *9* — микроспоры разного размера с ядрами и без ядер. Масштабная линейка — 0.05 мм.

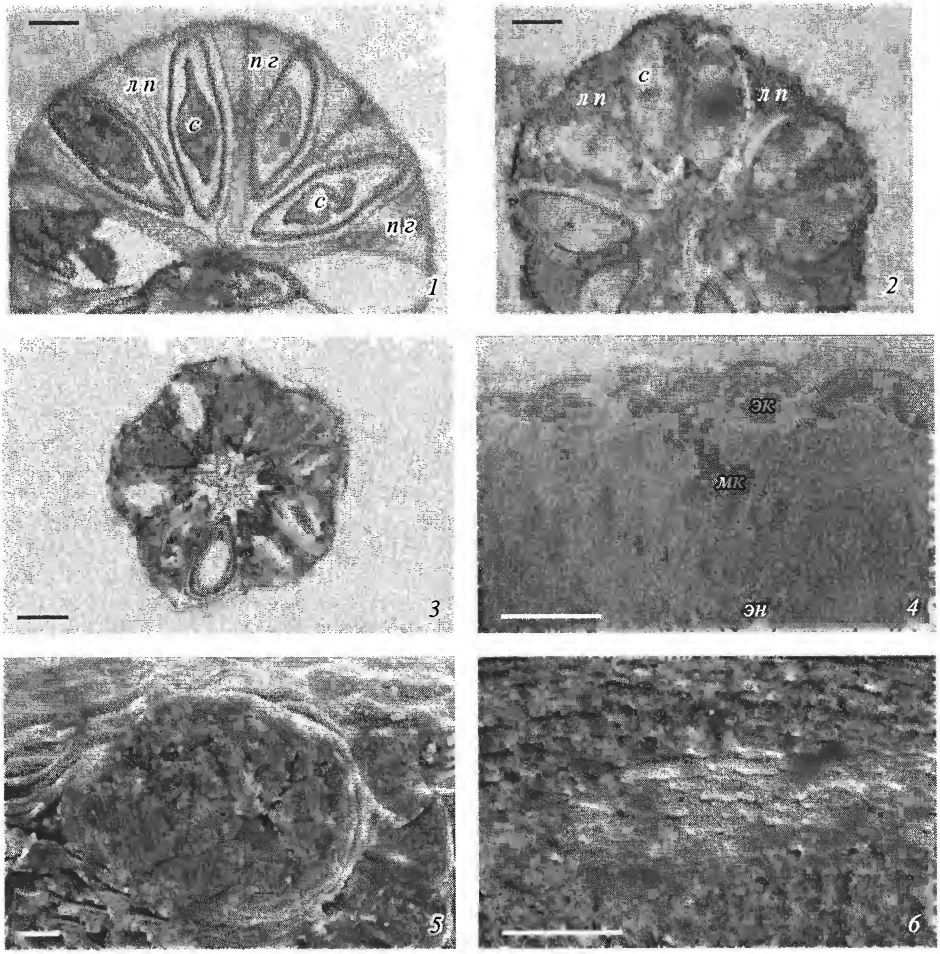


Таблица I. Строение коробочек, перикарпия и ультраскульптура семени видов рода *Linum*.

1 — *L. hirsutum* L., коробочка на поперечном срезе; *2* — *L. tenuifolium* L., коробочка на поперечном срезе; *3* — *L. catharticum* L., коробочка на поперечном срезе; *4* — строение перикарпия *L. catharticum* L.; *5* — рубчик *L. catharticum* L.; *6* — ультраскульптура семени *L. catharticum* L. *л п* — ложные перегородки; *мк* — мезокарпий; *п г* — перегородки, ограничивающие гнездо семени; *с* — семена; *эк* — экзокарпий; *эн* — эндокарпий. Масштабные линейки, мкм: *1*—*3*, *6* — 100; *4*, *5* — 10.

К с. 334

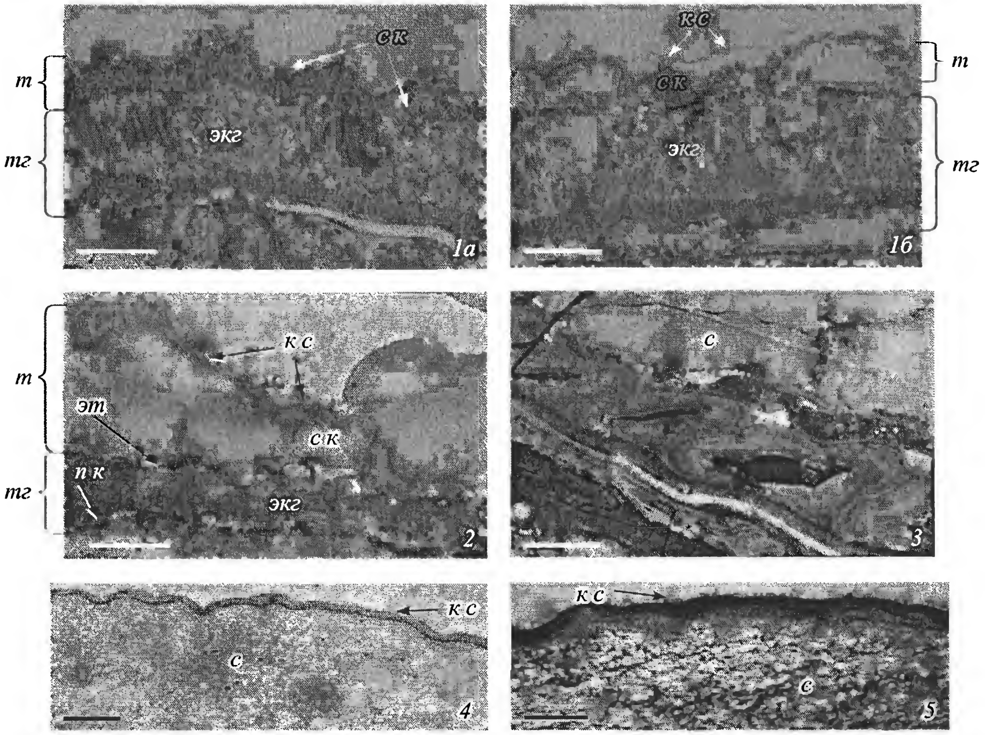


Таблица II. Строение семенной кожуры видов рода *Linum*.

1а, *1б* — *L. catharticum* L., поперечный срез семенной кожуры; *2* — *L. seljukorum* subsp. *barsegianii* (Gabrielian et Dittr.) T. V. Egorova; поперечный срез семенной кожуры; *3* — клетки экзотегмена *L. seljukorum* subsp. *barsegianii* (Gabrielian et Dittr.) T. V. Egorova; *4* — клеточная стенка экзотесты *L. catharticum* L.; *5* — клеточная стенка экзотесты *L. komarovii* subsp. *boreale* (Juz.) T. V. Egorova. *к с* — клеточная стенка слизесодержащей клетки экзотесты, *п к* — слой пигментных клеток, *пр* — слой паренхимных клеток, *с* — слизь, *с к* — слизесодержащие клетки, *т* — теста, *тг* — тегмен, *экг* — экзотегмен, *эт* — эндотеста. Масштабные линейки, мкм: *1—3* — 10, *4* — 1, *5* — 0.5.

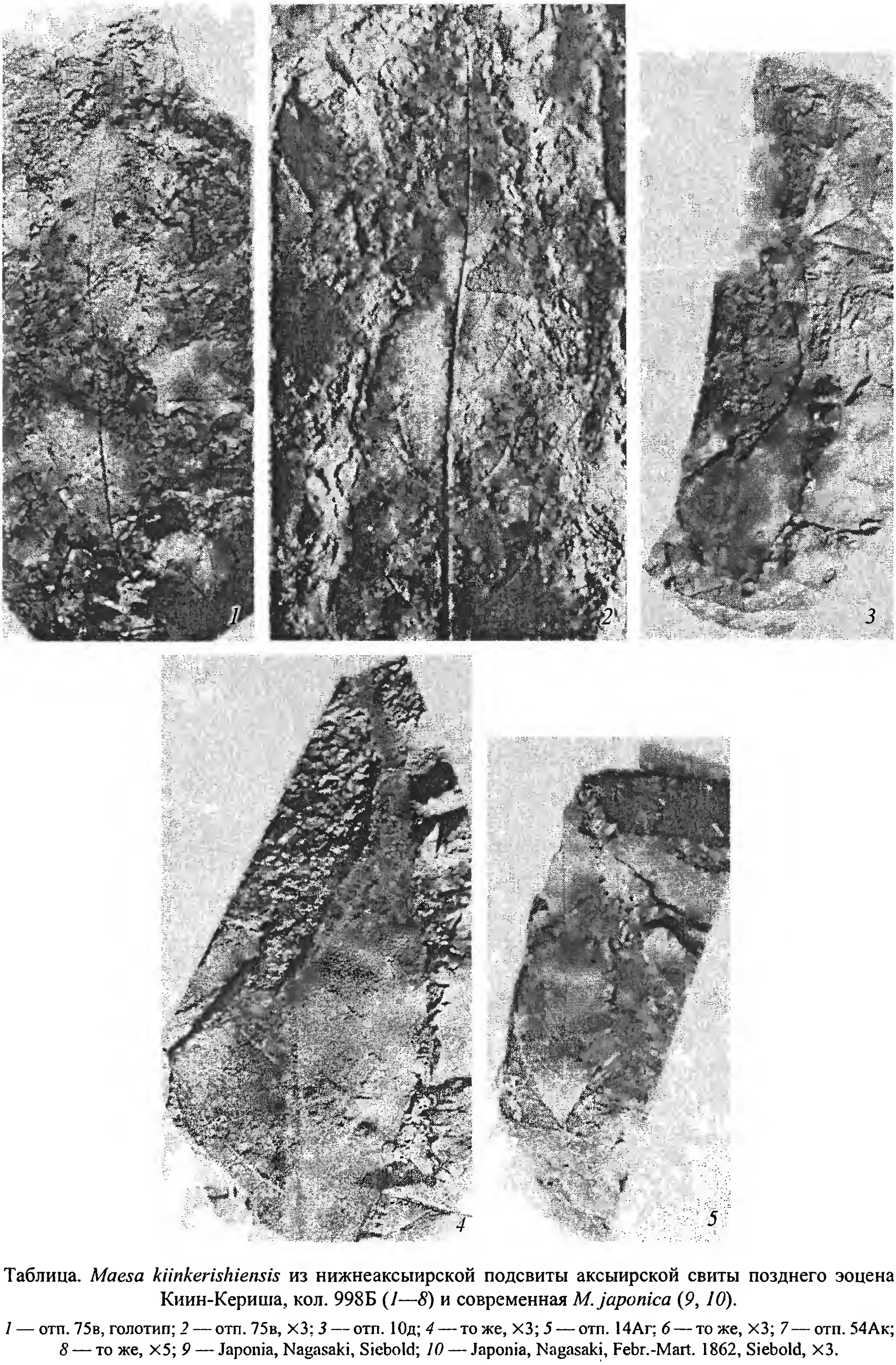
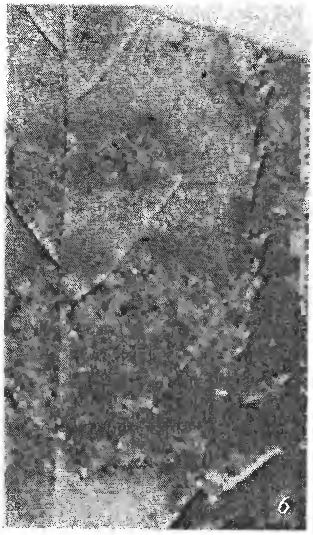
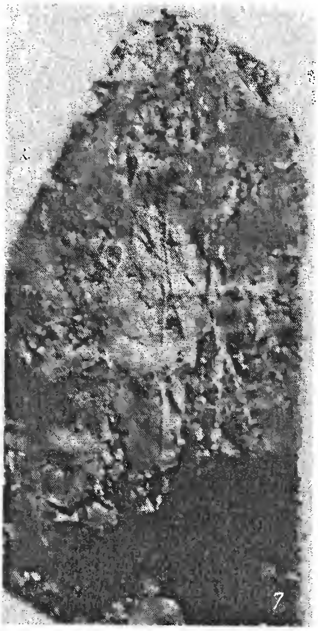


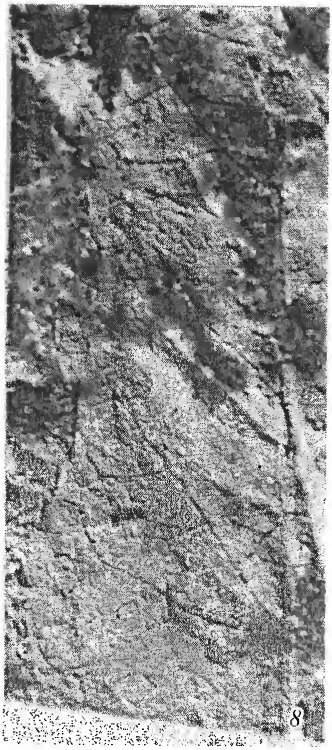
Таблица. *Maesa kiinkerishiensis* из нижнеаксыирской подсвиты аксыирской свиты позднего эоцена Киин-Кериша, кол. 998Б (*1—8*) и современная *M. japonica* (*9*, *10*).

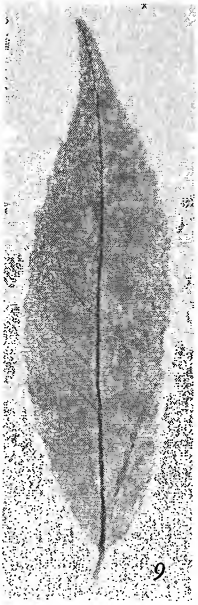
1 — отп. 75в, голотип; *2* — отп. 75в, ×3; *3* — отп. 10д; *4* — то же, ×3; *5* — отп. 14Аг; *6* — то же, ×3; *7* — отп. 54Ак; *8* — то же, ×5; *9* — Japonia, Nagasaki, Siebold; *10* — Japonia, Nagasaki, Febr.-Mart. 1862, Siebold, ×3.

К с. 348


6


7


8


9

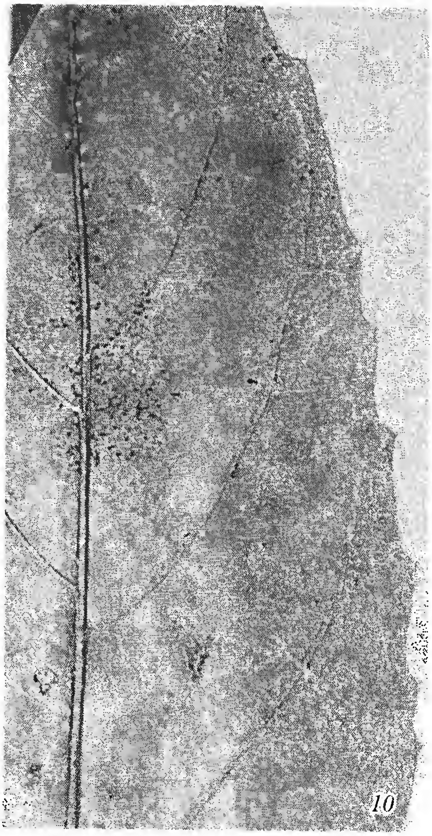

10

Таблица (*продолжение*).

сущие фибриллярные включения. В зрелых железках строение секреторных клеток не изменялось вплоть до контакта с насекомым. После стимуляции агрегаты цистерн ГЭР диссоциировали на одиночные элементы, а в комплексе Гольджи вместо гладких появлялись окаймленные пузырьки, и происходила смена синтетической функции (с образования полисахаридов на синтез гидролаз).

Ключевые слова: *Dionaea muscipula*, *Aldrovanda vesiculosa*, пищеварительные железки, стимуляция, ультраструктура, эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, *транс*-Гольджи ретикулум, окаймленные пузырьки.

Зрелые пищеварительные железки, специализирующиеся на выработке гидролитических ферментов, хорошо изучены у представителей разных семейств плотоядных растений (*Drosophyllum lusitanicum* — Schnepf, 1961; Schnepf, 1963; Васильев, 2002; Васильев, Муравник, 2002; Vassilyev, 2005; *Dionaea muscipula* — Robins, Juniper, 1980a, b; *Aldrovanda vesiculosa* — Муравник и др., 1995; Муравник, 1996; *Drosera anglica* и *D. rotundifolia* — Муравник, 2000, относящихся к *Droseraceae*; *Pinguicula grandiflora* — Heslop-Harrison, Knox, 1971; Heslop-Harrison, 1975; *P. vulgaris* — Vassilyev, Muravnik, 1988a, b; *Utricularia monanthos* — Fineran, Lee, 1975, относящихся к *Lentibulariaceae*; *Nepenthes khasiana* из сем. *Nepenthaceae* — Васильев, 1977, 2006). Стратегии синтеза гидролаз и периоды их образования у растений из разных таксонов оказываются различными.

Пищеварительные железки *Pinguicula vulgaris* (*Lentibulariaceae*) полностью созревают перед выходом листьев из ростовой почки. К этому моменту в их секреторных клетках обнаруживается наибольшее развитие гранулярного эндоплазматического ретикулума и аппарата Гольджи, отчленяющего окаймленные пузырьки, т. е. тех органелл, которые участвуют в синтезе и транспорте гидролитических ферментов (Vassilyev, Muravnik, 1988a, b). Между плазмалеммой и протопластом формируется слизистый слой, где эти ферменты могут откладываться. Другим местом запасания гидролаз являются вакуоли, образующиеся путем расширения элементов эндоплазматического ретикулума.

Представителям сем. *Droseraceae* присуща иная стратегия. В секреторных клетках *Aldrovanda vesiculosa* синтез гидролитических ферментов индуцируется химической стимуляцией. При этом происходит пространственная перестройка гранулярного эндоплазматического ретикулума, прежде собранного в стопки, мембранносвязанные рибосомы образовывают полисомы, активизируется аппарат Гольджи (Муравник и др., 1995; Муравник, 1996). У *Drosera anglica* и *D. rotundifolia* синтез и секреция гидролаз также происходят после стимуляции: параллельные цистерны сильно развитого гранулярного эндоплазматического ретикулума диссоциируют на отдельные элементы, увеличивается парциальный объем АГ, диаметр диктиосом, частота встречаемости *транс*-Гольджи ретикулума (ТГР) и окаймленных пузырьков (Муравник, 2000). Именно этим органеллам приписывается ведущая роль в синтезе, модификации и транспортировке гидролитических ферментов. В железках *Drosophyllum lusitanicum* стимуляция вызывает резкое возрастание доли ГЭР и площади поверхности его мембран, а также увеличение всех компонентов аппарата Гольджи, включая ТГР (Васильев, Муравник, 2002). По данным R. Robins и B. Juniper (1980a, b), у *Dionaea muscipula* незначительное увеличение парциального объема ГЭР и заметное возрастание числа пузырьков Гольджи также происходят после попадания насекомого в ловушку. Авторы приходят к заключению, что выведение белковых молекул в апоплазму осуществляется в результате анастомозов ретикулярных цистерн с плазмалеммой секреторных клеток. Последнее положение не согласуется с современными представлениями о синтезе и транспорте гидролаз и нуждается в пересмотре.

Изучение пищеварительных железок плотоядных растений в онтогенезе было осуществлено ранее для *Pinguicula vulgaris* (Vassilyev, Muravnik, 1988a, b) и *Dro-*

sophyllum lusitanicum (Васильев, 2002). В этих публикациях авторы указывали, что наибольшая степень развития эндомембранной системы у жирянки и росолиста наблюдается еще до того, как на поверхность листьев попадают насекомые.

Материал и методика

Dionaea muscipula Ellis, или венерина мухоловка, была выращена в оранжерее Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург). Она представляет собой розеточное растение с коротким корневищем. Листья мухоловки способны осуществлять быстрые движения в ответ на механическое или химическое раздражение; в результате обе доли листовой пластинки соединяются, а находящееся на поверхности насекомое оказывается в ловушке. Длина и ширина листовой пластинки составляют 1—2 см. Пищеварительные железки располагаются на адаксиальной стороне листа.

В работе были использованы молодые, еще не раскрывшиеся ловушки, не достигшие максимального размера, а также зрелые нестимулированные и стимулированные листья. Стимуляцию осуществляли отварным яичным альбумином, материал фиксировали через 1 и 2 сут после подкормки.

Растения *Aldrovanda vesiculosa* L. были собраны в природе (в прибрежных водах Ладожского озера в районе р. Свирь). Это плавающие плотоядные растения с горизонтально расположенным простым погруженным в воду стеблем, без корней. Листья собраны в мутовки, длина зрелого листа составляет 3.0—3.5 мм. Листья закладываются на апикальном конце побега, их созревание и естественное старение происходят в базипетальном направлении. Способность к поимке добычи проявляют молодые листья нескольких верхних мутовок, вышедших из почки. В работе анализировали пищеварительные железки, располагающиеся на первой и второй мутовках вглубь от наружной мутовки почки, на наружной мутовке и на первой, вышедшей из почки.

Материал фиксировали по стандартной методике смесью растворов: 2.5%-го глутаральдегида на 0.1 М фосфатном буфере (pH 7.2) и 2%-го параформальдегида на воде в течение 4—5 ч при комнатной температуре. Постфиксацию осуществляли 2%-м раствором осмиевой кислоты (16 ч на холоде). Все фиксирующие смеси содержали 2 % сахарозы. В качестве заливочной среды использовали смесь эпона с аралдитом. Залитые в эпоксидную смолу блоки резали стеклянными ножами на ультрамикротоме Ultracut (Reihert, Австрия) и изучали в электронном микроскопе Hitachi-600 (Hitachi, Япония).

Результаты исследования

Пищеварительные железки *Dionaea muscipula*

Пищеварительные железки являются сидячими, по форме напоминают усеченный конус, обращенный узкой частью к эпидерме. На одном уровне с эпидермальными клетками находятся 2 базальные клетки, выше располагаются 2 барьерные клетки с кутинизированными латеральными стенками, 2 верхних яруса образованы многочисленными секреторными клетками.

Дифференцирующиеся железки находятся на молодых, еще не раскрывшихся ловушках, не достигших окончательного размера. По завершении растяжения ловушки раскрываются, обе доли листовой пластинки оказываются расположенными друг относительно друга под углом 40—60°, а сидящие на них пищеварительные железки созревают.

Ультраструктура дифференцирующихся и зрелых железок. В секреторных клетках дифференцирующихся железок наружная стенка (0.26 мкм) покрыта непрерывной кутикулой (табл. I, *А*), толщина которой составляет более трети толщины оболочки (0.11 мкм), в ней выявляются дендриты. В зрелых железках оболочка увеличивается в 2 раза (0.5—0.6 мкм, табл. I, *Б*), помимо собственно кутикулы образуется кутинизированный слой (0.20 мкм), содержащий не только гомогенный кутин, но и какие-то инкрустирующие включения. В зрелых листьях в местах сочленения верхних периклинальных стенок с антиклинальными кутинизированный слой становится еще шире, в нем выявляются кутиновые цистолиты. Контуры плазмалеммы выглядят изрезанными. В периплазматическом пространстве появляются многочисленные пузырьки, мелкие черные глобулы и разнообразные мембранные фрагменты. В средней и нижней частях антиклинальных стенок формируются протуберанцы (табл. I, *Д*).

В цитоплазме секреторных клеток на ранних этапах дифференциации железок встречается множество мелких вакуолей. В них присутствует неоднородный осадок: на тонопласте он представлен гомогенными глобулами (табл. I, *Г*), в полости — рыхлыми хлопьями. По мере созревания железок глобулы в вакуолях сливаются в сплошной слой. В зрелых железках содержимое вакуолей характеризуется диффузной структурой (табл. I, *Д*). В секреторных клетках второго слоя крупные вакуоли имеют электронно-плотное ячеистое содержимое, а мелкие остаются прозрачными.

Эндоплазматический ретикулум недифференцированных секреторных клеток состоит из коротких гранулярных элементов с равномерно сидящими на них рибосомами. По мере дифференциации ретикулярные цистерны собираются в стопки (табл. II, *А*). В зрелых нестимулированных железках число агрегированных цистерн колеблется от 4 до 12. Диаметр одной цистерны составляет 25 нм, расстояние между соседними элементами — 40—60 нм. Одиночные цистерны часто лежат рядом с плазмалеммой. Некоторые профили эндоплазматического ретикулума могут образовывать вакуолеподобные расширения, содержащие многочисленные фибриллы неизвестной природы (табл. I, *Е*). На поверхности мембраны у этих структур кое-где сохраняются рибосомы. Такие же органеллы встречаются в клетках эпидермы и пучковой паренхимы. Количество трубчатых элементов эндоплазматического ретикулума в цитоплазме секреторных клеток невелико.

Во время дифференциации железок аппарат Гольджи характеризуется умеренной активностью. Тельца Гольджи содержат 5—6 узких цистерн с хорошо выраженной полярностью: *транс*-цистерны тоньше, чем цистерны *цис*-стороны, и выглядят более темными. По окончании дифференциации от телец Гольджи отчленяются пузырьки двух типов: мелкие светлые и крупные с фибриллярным секретом (табл. II, *В*). В зрелых железках формируется *транс*-Гольджи ретикулум, от которого отпочковываются окаймленные пузырьки.

Лейкопласты дифференцирующихся железок овальной формы, часто содержат крахмальные зерна (табл. I, *А, Г*). В зрелых железках пластиды отличаются морфологическим разнообразием. В неоднородной строме находятся трубчатый комплекс, тилакоиды, многочисленные пластоглобулы с разной степенью осмиофильности. Одни тилакоиды образуют вздутия, которые остаются электронно-прозрачными, другие заполнены темным содержимым; между длинными тилакоидами формируются короткие, похожие на мостики (табл. I, *Ж*). Рядом с пластидами можно обнаружить ретикулярные элементы, лежащие параллельно их оболочке. Пластиды часто контактируют с митохондриями.

Митохондрии ортодоксального вида, иногда имеют удлиненную форму (табл. I, *Ж*). В гиалоплазме обнаруживаются мелкие липидные капли и микротела. Часто встречаются мультивезикулярные тельца, которые сливаются с плазмалеммой и изливают свое содержимое в периплазматическое пространство. В цитоплазме выявляются микротрубочки.

Ультраструктура стимулированных железок. **Через 1 сут** после стимуляции кутикула над секреторными клетками сохраняет целостность. Плазмалемма имеет по-прежнему извилистые очертания. Рядом с протуберанцами антиклинальных стенок можно обнаружить ломасомы.

В цитоплазме одновременно присутствуют вакуоли двух типов — мелкие прозрачные и крупные, содержащие темные зернистые включения.

Цистерны ГЭР, собранные в стопки, в это время разобщаются (табл. III, *А*), в клетках выявляются одиночные элементы. Мембранно-связанные рибосомы образуют полисомную конфигурацию.

Тельца Гольджи характеризуются весьма перфорированными краями и больше не формируют крупных пузырьков с фибриллярным содержимым. Рядом с каждым тельцем образуется *транс*-Гольджи ретикулум, отпочковывающий окаймленные пузырьки (табл. III, *В*), такие же пузырьки встречаются и на удалении от диктиосом.

Контакты лейкопластов с ретикулярными элементами наблюдаются редко. Митохондрии становятся конденсированными, их кристы по-прежнему хорошо развиты (табл. III, *В*). В цитозоле встречаются крупные микротела. Их структура отличается от ретикулярных расширений, содержащих микрофибриллы.

Во втором слое секреторных клеток обнаруживаются крупные фибриллярные тела, с которыми в тесном контакте находятся митохондрии. Наблюдаются мембранные контакты между оболочкой лейкопластов и элементами эндоплазматического ретикулума.

Через 2 сут после стимуляции в секреторных клетках наблюдаются следующие изменения. Периплазматическое пространство заполняется слизью, которая выводится за плазмалемму формирующимися в это время крупными пузырьками Гольджи. Многочисленными остаются окаймленные пузырьки. Осмиофильное содержимое вакуолей теперь выглядит более концентрированным. На цистернах эндоплазматического ретикулума рибосомы лежат нерегулярно, для некоторых из них характерна полисомная конфигурация. В пластидах появляются крахмальные зерна. Митохондрии остаются конденсированными.

Пищеварительные железки *Aldrovanda vesiculosa*

Пищеварительные железки расположены на верхней стороне листовой пластинки, они состоят из 12 секреторных клеток, лежащих в 2 круга (один внутри другого), короткой ножки из 4 расширяющихся сверху Г-образных клеток и 4-клеточного пьедестала, который связывает пищеварительную железку с соседними клетками эпидермы и мезофилла. Первые несколько делений в инициальной клетке происходят на листьях третьего слоя вглубь от наружной мутовки почки, формообразовательный процесс завершается на листьях следующей мутовки.

Листья альдрованды достигают окончательного размера либо в наружных мутовках почки, либо сразу после выхода из нее. В наружной мутовке обе доли листовой пластинки сомкнуты, краевые зубцы обращены в сторону адаксиальной поверхности. После выхода из почки ловушки свободно плавающих растений открываются, и доли листа оказываются развернутыми одна относительно другой приблизительно на 135°.

Ультраструктура дифференцирующихся и зрелых железок. Наружная стенка секреторных клеток дифференцирующихся железок покрыта тонким (0.03 мкм) непрерывным слоем кутикулы. Под кутикулой по мере созревания откладываются инкрустирующие осмиофильные вещества, которые занимают почти половину толщины оболочки. Они представляют собой мелкие пластинки, ориентированные параллельно плазмалемме. В зрелых железках толщина кутикулы вместе с кутинизированным слоем оболочки составляет 0.20 мкм. В собственно кутикуле очень редко выявляются мелкие поры, диаметр которых не превышает 0.02 мкм (табл. I, *В*). Вдоль антиклинальных и нижних периклинальных стенок образуются протуберанцы. В процессе дифференциации между ними и плазмалеммой появляется периплазматическое пространство, заполняемое мелкими пузырьками и хлопьями, похожими на слизь.

Вакуоли секреторных клеток различаются по характеру содержимого. Небольшие вакуоли с узким слоем осмиофильного осадка постепенно увеличиваются в размерах, возрастает и количество накапливающихся в них включений (от узкого слоя, примыкающего к тонопласту, до слоя, частично или полностью заполняющего объем вакуоли). Вакуоли, не содержащие осмиофильных включений, существенно меньшего размера.

ГЭР, представленный в делящихся клетках единичными цистернами, в дифференцирующихся железках заметно удлиняется, появляются скопления из 3—4 элементов. В железках наружных мутовок почки агрегаты цистерн (табл. II, *Б*) присутствуют в каждой секреторной клетке и во многих клетках ножки, число цистерн в стопке возрастает до 8—10 (в железках мутовок, вышедших из почки, до 17—22), расстояние между ними сужается до 50 нм. В контакте со стопками цистерн оказываются липидные капли, которые часто встречаются в цитоплазме. Одиночные цистерны могут разбухать, не теряя при этом мембранно-связанных рибосом. В заметном количестве в цитоплазме присутствуют агранулярные трубочки. На упакованных цистернах рибосомы расположены равномерно, имеют моносомную конфигурацию, а рибосомы, приуроченные к мембранам одиночных цистерн, часто собраны в полисомы.

Активность аппарата Гольджи в дифференцирующихся железках высокая: тельца Гольджи обнаруживаются часто, в каждом из них может быть по 8—11 цистерн. По направлению к *транс*-стороне просвет цистерн уменьшается, а плотность их содержимого увеличивается; на косых срезах телец видно, что цистерны *транс*-стороны сильно перфорированы. Тельца Гольджи отпочковывают в основном светлые пузырьки с фибриллярным содержимым (табл. II, *Г*), иногда целиком отчленяют 1 или 2 *транс*-цистерны. В некоторых клетках удается выявить *транс*-Гольджи ретикулум с отделяющимся от него большим числом окаймленных пузырьков. После выхода железок из почки активность аппарата Гольджи снижается. В клетках ножки активность комплекса Гольджи менее интенсивная — в них не обнаруживается *транс*-Гольджи ретикулум.

Лейкопласты секреторных клеток разнообразной формы. В их строме находятся узкие или слегка разбухшие тилакоиды, образующие рыхлую сеть, и мелкие пластоглобулы. Иногда по соседству с пластидами находятся липидные капли.

Митохондрии являются наиболее многочисленными органеллами секреторных клеток. В ходе формирования железок они имеют хорошо различимые кристы и матрикс средней плотности, у части митохондрий можно обнаружить светлые зоны, содержащие нити ДНК. В железках наружных мутовок почки, где эндоплазматический ретикулум образует агрегаты цистерн, митохондрии выглядят набухшими, их внутренняя мембранная система регрессирует, в прозрачном матриксе выявляются редкие и короткие трубчатые кристы (табл. II, *Б*). В тех секреторных клетках, где эндоплазматический ретикулум представлен одиночными цистернами, содержатся нормальные митохондрии с более или менее удлиненными кристами.

В цитоплазме секреторных клеток образуются крупные мультивезикулярные тельца с большим числом пузырьков, часто они располагаются рядом с плазмалеммой. Наблюдаются картины экзоцитоза содержимого мультивезикулярных телец в периплазматическое пространство, а также их слияние с вакуолями. Микротела имеют округлую форму. Они характеризуются светлым содержимым, которое сопоставимо по плотности с гиалоплазмой.

Ультраструктура стимулированных железок. Влияние стимуляции на динамику ультраструктурных особенностей клеток пищеварительных железок *A. vesiculosa* детально было описано раннее (Муравник и др., 1995; Муравник, 1996). Характерной чертой секреторных клеток, подвергшихся стимуляции, оказалась диссоциация плотно упакованных цистерн ГЭР на отдельные элементы (табл. III, *Б*). Пространственная реорганизация ретикулума сопровождалась активизацией аппарата Гольджи, отчленяющего окаймленные пузырьки (табл. III, *Г*). Митохондрии, практически лишенные крист в нестимулированных железках, формировали развитую внутреннюю мембранную систему.

Обсуждение

Пищеварительные железки плотоядных растений *Dionaea muscipula* и *Aldrovanda vesiculosa* специализируются на синтезе, запасании и секреции гидролитических ферментов. На секреторной стадии в клетках наблюдается хорошо развитый ГЭР, а также высоко активный комплекс Гольджи. В этом отношении изученные железки имеют много общих черт с секреторными структурами других плотоядных растений, таких как жирянка (Vassilyev, Muravnik, 1988a, b), росянка (Муравник, 2000), росолист (Васильев, 2002; Васильев, Муравник, 2002; Vassilyev, 2005), непентес (Васильев, 2006), или с клетками алейронового слоя зерновок злаков, обладающими протеиногенной способностью (см. ссылки: Васильев, 1977; Jones, 1987).

Однако в пищеварительных железках венериной мухоловки и альдрованды обнаружены некоторые специфические особенности ультраструктуры, отличающие их от железок других плотоядных растений. Так, для *D. muscipula* (данные настоящего исследования) и *A. vesiculosa* (Муравник и др., 1995) характерно динамичное состояние ГЭР секреторных клеток. В нестимулированных зрелых железках эта органелла представляет собой цистерны, упакованные в стопки и лежащие в апикальной части клеток. Под влиянием стимуляции стопки диссоциируют на одиночные или собранные в небольшие группы элементы, случайно расположенные в цитоплазме. Подобная закономерность была выявлена нами ранее у других представителей сем. *Droseraceae*, а именно: в железистых волосках *Drosera anglica* и *D. rotundifolia* (Муравник, 2000). В то же время ни в пищеварительных железках *Droso-*

phyllum lusitanicum из этого же семейства (Schnepf, 1963; Васильев, 2002; Васильев, Муравник, 2002), ни в пищеварительных железках *Pinguicula grandiflora* (Heslop-Harrison, Heslop-Harrison, 1981) и *P. vulgaris* (Vassilyev, Muravnik, 1988a, b), ни в квадрифидах *Utricularia monanthos* (Fineran, Lee, 1975) из сем. *Lentibulariaceae*, ни в железках *Nepenthes khasiana* из сем. *Nepenthaceae* (Васильев, 1977) агрегация ГЭР и его диссоциация обнаружены не были.

В литературе имеются многочисленные упоминания о плотной упаковке цистерн ГЭР, которая может быть обусловлена разнообразными факторами. К их числу относятся высокая влажность (Ciampolini et al., 1991), тепловой (Belanger et al., 1986; Kandasamy, Kristen, 1989) или холодовой стресс (Pomeroy, Andrews, 1978; Berggren, 1985; Котеева, 1997), задержка роста (Rodriguez-Garsia, Fernandez, 1990), действие ингибиторов дыхания (см. ссылки: Pomeroy, Andrews, 1978). Многие авторы связывают компактную упаковку эндоплазматического ретикулума с пониженным уровнем метаболической активности, а ее разборку — с восстановлением интенсивного обмена веществ, как это имеет место в зимующей меристеме древесных растений (Dereuddre, 1972; Berggren, 1987; Котеева, 1997). В то же время результаты, полученные в настоящем исследовании, позволяют нам дать иную интерпретацию процессу агрегации ГЭР в пищеварительных железках *D. muscipula* и *A. vesiculosa*.

В молодых, еще не раскрывшихся ловушках венериной мухоловки в секреторных клетках увеличивается протяженность цистерн ГЭР. У альдрованды этот процесс идет еще интенсивнее и осуществляется перед выходом листьев из ростовой почки. По мере дифференциации железок цистерны собираются в стопки, на их поверхности сохраняется высокая плотность мембранно-связанных рибосом. Многочисленные рибосомы обеспечивают значительное количество иРНК для синтеза гидролитических ферментов. О том, что рибосомы ГЭР являются своеобразным местом хранения иРНК, упоминалось в исследовании клеток алейронового слоя зерновок ячменя (Belanger et al., 1986). Авторы показали, что в зерновках, подвергнутых тепловому шоку, происходит деструкция ГЭР, которая сопровождается деградацией иРНК для α-амилазы.

Мы рассматриваем плотную упаковку цистерн в пищеварительных железках у представителей сем. *Droseraceae* как промежуточное состояние, или стадию ожидания, когда аппарат белкового синтеза полностью сформирован, синтез белка осуществляется с умеренной интенсивностью, образовавшиеся соединения накапливаются в полостях эндоплазматического ретикулума, однако процесс секреции не происходит. Частичное подтверждение высказанного предположения можно найти в работе M. Rodriguez-Garsia и M. Fernandez (1990), изучавших пыльцевые зерна *Olea europaea*, которые также отмечали, что в «пакетном» ретикулуме находятся предшественники белков.

Агрегированный ГЭР у изученных нами видов плотоядных растений сохраняется до тех пор, пока клетки железок не получат сигнала извне. В природе стимулирующим фактором являются продукты жизнедеятельности насекомых или обитающих в воде дафний, попавших в полость ловушки. В железках альдрованды стопки гранулярных цистерн исчезают через 16 ч после стимуляции (Муравник и др., 1995), у венериной мухоловки диссоциация агрегатов на отдельные элементы наблюдается через 1 сут.

Из приведенных данных становится очевидным, что этапы синтеза и секреции пищеварительных ферментов у растений из сем. *Droseraceae* разорваны во времени. В железках листьев *Aldrovanda*, *Dionaea* и *Drosera* внутриклеточная стратегия продукции гидролаз аналогична накоплению и мобилизации ферментов в клетках алейронового слоя. У злаков в период развития зерна синтезируются многие гидролитические ферменты алейроновых клеток, которые остаются неактивными вплоть до прорастания. Когда возникает необходимость в синтезе гидролаз, он начинается трансляцией с уже существующей иРНК (Bethke et al., 1998). В клетках меристемы зимующих почек (Dereuddre, 1972; Berggren, 1985, 1987; Котеева, 1997) или зимующих микроспорангиев (Kupila-Ahvenniemi et al., 1978; Cecich, 1984) ретикулярные цистерны образовывают агрегаты в виде стопок или концентрических окружностей в декабре, а их разборку осуществляют в конце марта. Параллельно с появлением стопок в этих тканях так же, как и в пищеварительных железках, увеличивается содержание РНК, однако только весной, после диссоциации цистерн ГЭР, удваивается количество синтезированного на ней белка (Cecich, 1984).

Стимуляция пищеварительных железок *D. muscipula* и *A. vesiculosa* приводит не только к пространственной реорганизации ГЭР, но и к изменению активности аппарата Гольджи. Так, в дифференцирующихся структурах АГ образует пузырьки двух типов — с гладкими и с окаймленными мембранами. Как известно, пузырьки с гладкими мембранами несут полисахариды (Dexheimer, 1972; Васильев, 1977; Juniper et al., 1989). Их появление в ходе дифференциации железок альдрованды и венериной мухоловки связано, по-видимому, с формированием протуберанцев оболочки, аналогично тому, что имеет место у росолиста на ранних этапах онтогенеза (Васильев, 2002). В созревающих железистых волосках *Drosera* обилие крупных пузырьков с фибриллярными включениями коррелирует с выделением слизистого секрета (Outenreath, Dauwalder, 1982). После стимуляции в железках *Aldrovanda* увеличивается абсолютный и относительный объем комплекса Гольджи, что выражается в увеличении диаметра телец Гольджи, частоты встречаемости *транс*-Гольджи ретикулума и окаймленных пузырьков (Муравник, 1996). В железках *Dionaea* исчезают пузырьки с фибриллярным содержимым, но становятся обильными элементы ТГР и окаймленные пузырьки. В клетках *Drosophyllum lusitanicum* через 1 ч после стимуляции число окаймленных пузырьков увеличивалось в 3.5 раза по сравнению с нестимулированными железками (Vassilyev, 2005). Именно в ТГР и окаймленных пузырьках обнаружен рецептор ВР-80, связывающийся с гидролазами, которые впоследствии переносятся в вакуоли (Jiang, Rogers, 1998; Sarderfoot, Raikhel, 1999; Hillmer et al., 2001). Таким образом, насекомые, попадающие на поверхность листьев растений из сем. *Droseraceae*, индуцируют в пищеварительных железках сопряженные изменения состояния ГЭР и комплекса Гольджи, которые приводят к дополнительному синтезу и последующей секреции гидролитических ферментов.

Полученные нами результаты опровергают точку зрения о том, что в пищеварительных железках *Dionaea* выведение гидролитических ферментов из цистерн ГЭР осуществляется при непосредственном слиянии ретикулярных элементов с плазмалеммой (Robins, Juniper, 1980a). Обнаруженное авторами близкое расположение цистерн ГЭР, о котором упоминается и в нашем исследовании, является свидетельством транспорта веществ с небольшой молекулярной массой, в частности ионов кальция, из одного компартмента в другой в процессе мембранного контакта (Hepler, Wayne, 1985).

Еще одним признаком ультраструктуры, обнаруженным в листьях *Dionaea* и *Aldrovanda*, является формирование крупных расширений эндоплазматического ретикулума, которые содержат фибриллярные включения. Такие образования встречаются в секреторных клетках железок, клетках эпидермы, пучковой паренхимы и триггерных волосков у *Dionaea*, а также в клетках эпидермы и триггерных волосков у *Aldrovanda*. Эти структуры можно рассматривать как белковые кристаллы, локализованные в цистернах ГЭР (Васильев, Гамалей, 1975). Кристаллизация белка наступает при достижении определенного уровня его концентрации в органелле, что может быть следствием как интенсивного синтеза, так и отсутствия оттока мономеров из мест их отложения (Stock, Grenier, 1973). Среди других растений, у которых накопление белковых кристаллов происходит в эндоплазматическом ретикулуме, можно назвать железки *Impatiens holstii* (Figier, 1972), железистые волоски *Ononis repens* (Schnepf, Deichgraber, 1972), эпидермальные клетки *Ginkgo* и *Gnetum* (Васильев, Гамалей, 1975), семена *Pisum sativum* (Craig, 1988). Большинство авторов рассматривает кристаллы как запасную форму белка, возникающего в условиях его избыточного синтеза. Образование кристаллов может быть связано с метаболическим состоянием клеток, в частности со снижением содержания воды, так как при этом концентрация белков повышается (Васильев, Гамалей, 1975).

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-48806).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 208 с.

Васильев А. Е. Функциональная ультраструктура пищеварительных железок *Drosophyllum lusitanicum* (*Droseraceae*). 1. Секреторные клетки до стимуляции // Бот. журн. 2002. Т. 88. № 3. С. 1—17.

Васильев А. Е. Ультраструктура и субклеточные механизмы функционирования пищеварительных железок плотоядного растения *Nepenthes khasiana* (*Nepenthaceae*) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 12. С. 1883—1890.

Васильев А. Е., Гамалей Ю. В. Белковые кристаллы в клетках растений // Цитология. 1975. Т. 17. Вып. 4. С. 371—389.

Васильев А. Е., Муравник Л. Е. Функциональная ультраструктура пищеварительных железок *Drosophyllum lusitanicum* (*Droseraceae*). 2. Секреторные клетки после стимуляции // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 4. С. 1—11.

Котеева Н. К. Изменение ультраструктуры клеток апикальной меристемы побега *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) в годичном цикле // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 1. С. 10—23.

Муравник Л. Е. Морфометрический подход к определению секреторной активности пищеварительных железок *Aldrovanda vesiculosa* (*Droseraceae*) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 4. С. 1—9.

Муравник Л. Е. Влияние стимуляции на ультраструктуру секреторных клеток железистых волосков некоторых представителей рода *Drosera* // Физиология растений. 2000. Т. 47. № 4. С. 614—623.

Муравник Л. Е., Васильев А. Е., Потапова Я. Ю. Ультраструктурные аспекты функционирования пищеварительных железок *Aldrovanda vesiculosa* L. // Физиология растений. 1995. Т. 42. № 1. С. 5—13.

Belanger F. C., Brodl M. R., Ho T. D. Heat shock causes destabilization of specific mRNAs and destruction of endoplasmic reticulum in barley aleurone cells // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1986. Vol. 83. N 5. P. 1354—1358.

Berggren B. Ultrastructure of the histological zones in growing vegetative buds of *Salix* spp. // Nord. J. Bot. 1985. Vol. 4. N 6. P. 771—789.

Berggren B. Structure and cytochemistry of the procambium in *Salix* buds during dormancy and dormancy breaking // Nord. J. Bot. 1987. Vol. 7. N 2. P. 153—167.

Bethke P. C., Swanson S. J., Hillmer S., Jones R. L. From storage compartment to lytic organelle: the metamorphosis of the aleurone protein storage vacuole // Ann. Bot. 1998. Vol. 82. N 4. P. 399—412.

Cecich R. A. The histochemistry and ultrastructure of jack pine microsporangia during the winter // Amer. J. Bot. 1984. Vol. 71. N 6. P. 851—864.

Ciampolini F., Shivanna K. K., Cresti M. High humidity and heat stress causes dissociation of endoplasmic reticulum in tobacco pollen // Botanica Acta. 1991. Vol. 104. N 2. P. 110—116.

Craig S. Structural aspects of protein accumulation in developing legume seeds // Bioch. Physiol. Pflanz. 1988. Bd 183. Hf 2/3. S. 159—171.

Dereuddre J. Sur l'organisation, en hiver, du reticulum endoplasmique rugueux dans les ebauches foliaires de diverses especes ligneuses, et sur son evolution au cours de l'entree en vie active // C. R. Acad. Sci. Paris, 1972. T. 275. Ser. D. N 21. P. 2343—2346.

Dexheimer J. Quelques aspects ultrastructuraux de la sécrétion de mucilage par les glandes digestives de *Drosera rotundifolia* L. // C. R. Acad. Sci. Paris, 1972. T. 275. Ser. D. N 18. P. 1983—1986.

Figier J. Étude infrastructurale des glandes pétiolaires d'*Impatiens holstii* // Botaniste. 1972. T. 55. N 1—6. S. 311—338.

Fineran B. A. Glandular trichomes in *Utricularia*: a review of their structure and function // Israel J. Bot. 1985. Vol. 34. P. 295—330.

Fineran B. A., Lee M. S. L. Organization of quadrifid and bifid hairs in the trap of *Utricularia monanthos* // Protoplasma. 1975. Vol. 84. N 1—2. P. 43—70.

Hepler P. K., Wayne R. O. Calcium and plant development // Ann. Rev. Plant Physiol. 1985. Vol. 36. P. 397—439.

Heslop-Harrison Y. Enzyme release in insectivorous plants // Lysosomes in biology and pathology. Amsterdam, 1975. Vol. 4. P. 525—576.

Heslop-Harrison Y., Heslop-Harrison J. The digestive glands of *Pinguicula*: structure and cytochemistry // Ann. Bot. 1981. Vol. 47. N 3. P. 293—319.

Heslop-Harrison Y., Knox R. B. A cytochemical study of the leaf-gland enzymes of insectivorous plants of the genus *Pinguicula* // Planta. 1971. Vol. 96. N 3. P. 183—211.

Hillmer S., Movafeghi A., Robinson D. G., Hinz G. Vacuolar storage proteins are sorted in the cis-cisternae of the pea cotyledon Golgi apparatus // J. Cell Biol. 2001. Vol. 152. N 1. P. 41—50.

Jiang L., Rogers J. C. Integral membrane protein sorting to vacuoles in plant cells: evidence for two pathways // J. Cell Biol. 1998. Vol. 143. N 4. P. 1183—1199.

Jones R. L. Localization of ATPase in the endoplasmic reticulum and Golgi apparatus of barley aleurone // Protoplasma. 1987. Vol. 138. P. 73—88.

Juniper B. E., Robins R. J., Joel D. M. The carnivorous plants. London, 1989. 353 p.

Kandasamy M. K., Kristen U. Ultrastructural responses of tobacco pollen tubes to heat shock // Protoplasma. 1989. Vol. 153. P. 104—110.

Kupila-Ahvenniemi S., Pihakaski S., Pihakaski K. Wintertime changes in the ultrastructure and metabolism of the microsporangiate strobili of the Scotch pine // Planta. 1978. Vol. 144. N 1. P. 19—29.

Outenreath R. L., Dauwalder M. Ultrastructural and radioautographic studies of the digestive glands of *Drosera capensis*. I. Development and mucilage secretion // J. Ultrastr. Res. 1982. Vol. 80. N 1. P. 71—88.

Pomeroy M. K., Andrews C. J. Ultrastructural changes in shoot apex cells of winter wheat seedlings during ice encasement // Can. J. Bot. 1978. Vol. 56. P. 786—794.

Robins R. J., Juniper B. E. The secretory cycle of *Dionaea muscipula* Ellis. I. The fine structure and the effect of stimulation on the fine structure of the digestive gland cells // New Phytol. 1980a. Vol. 86. N 3. P. 279—296.

Robins R. J., Juniper B. E. The secretory cycle of *Dionaea muscipula* Ellis. II. Storage and synthesis of the secretory proteins // New Phytol. 1980b. Vol. 86. N 3. P. 297—311.

Rodriguez-Garcia M. I., Fernandez M. C. Ultrastructural evidence of endoplasmic reticulum changes during the maturation of the olive pollen grain (*Olea europaea* L., *Oleaceae*) // Pl. Syst. Evol. 1990. Vol. 171. N 1—4. P. 221—231.

Sarderfoot A. A., Raikhel N. The specificity of vesicle trafficking: coat proteins and SNARES // Plant Cell. 1999. Vol. 11. N 4. P. 629—641.

Schnepf E. Licht- und elektronenmikroskopische Beobachtungen an Insektivoren-Drüsen über die Sekretion des Fangschleimes // Flora. 1961. Vol. 151. N 1. P. 73—87.

Schnepf E. Zur Cytologie und Physiologie pflanzlicher Drüsen. III. Cytologische Veränderungen in den Drüsen von *Drosophyllum* während der Verdauung // Planta. 1963. Bd 59. Hf 4. S. 351—379.

Schnepf E., Deichgraber G. Tubular inclusions in the endoplasmic reticulum of the gland hairs of *Ononis repens* // J. Microscopy. 1972. Vol. 14. P. 361—364.

Stock C., Grenier J. F. Une formation nucleaire paracristalline dans les cellules tubulaires proximales renales de chien // Zeitschr. Zellforsch. 1973. Bd 136. S. 349—354.

Vassilyev A. E. Dynamics of ultrastructural characters of *Drosophyllum lusitanicum* Link (*Droseraceae*) digestive glands during maturation and after stimulation // Taiwania. 2005. Vol. 50. N 3. P. 166—181.

Vassilyev A. E., Muravnik L. E. The ultrastructure of the digestive glands in *Pinguicula vulgaris* L. (*Lentibulariaceae*) relative to their function. I. The changes during maturation // Ann. Bot. 1988a. Vol. 62. N 4. P. 329—341.

Vassilyev A. E., Muravnik L. E. The ultrastructure of the digestive glands in *Pinguicula vulgaris* (*Lentibulariaceae*) relative to their function. II. The changes on stimulation // Ann. Bot. 1988b. Vol. 62. N 4. P. 343—351.

SUMMARY

This research is devoted to investigation of dynamics of the ultrastructural features in *Dionaea muscipula* Ellis and *Aldrovanda vesiculosa* L. digestive glands during differentiation and functioning. The endomembrane system of secretory cells is changed during ontogenesis in the species: initially individual cisterns of the rough endoplasmic reticulum are going in aggregations after differentiation, they are retaining in the aggregated state as long as an insect falls on the trap surface. In this time the activity of Golgi apparatus focuses on the formation of cell wall ingrowths, thereto it produces numerous large vesicles with smooth membrane, containing the fibril inclusions. After contact with the insect, the aggregates of rough endoplasmic reticulum dissociate single elements, the coated vesicles appear in Golgi apparatus instead of smooth vesicles. In secretory cells there is a replacement of synthetic function from polysaccharides to hydrolytic enzyme synthesis.

УДК 581.3 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 2

© **О. И. Юдакова**

ОСОБЕННОСТИ МИКРОСПОРОГЕНЕЗА У АПОМИКТИЧНОГО *POA PRATENSIS* (*POACEAE*)

O. I. YUDAKOVA. PECULIARITIES OF MICROSPOROGENESIS IN APOMICTIC *POA PRATENSIS* (*POACEAE*)

Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
410012 Саратов, ул. Астраханская, 83
E-mail: yudakovaoi@info.sgu.ru

Поступила 17.03.2006
Окончательный вариант получен 10.04.2007

Изучен микроспорогенез у факультутивно апомиктичной популяции мятлика лугового. Установлено, что в одних и тех же пыльниках могут формироваться пыльцевые зерна разного уровня плоидности: гаплоидные, анеуплоидные и диплоидные. Вскрыты основные механизмы и обсуждается значение нередукции в ходе микроспорогенеза.

Ключевые слова: микроспорогенез, нередуцированные микроспоры, мужской гаметофит, апомиксис, мейоз.

Для понимания эмбриологического механизма апомиксиса у покрытосеменных растений одинаково важно изучение как женской, так и мужской генеративных сфер. У большинства апомиктичных видов функция пыльцы сохраняется, так как апомиксис обычно носит факультативный характер и часто выражается в форме псевдогамии. Акт оплодотворения центральной клетки при псевдогамии является обязательным условием начала эндоспермогенеза, тогда как зародыш развивается партеногенетически. Отсутствие редукции при формировании женского гаметофита апомиктов, как правило, не сопровождается аналогичным процессом в мужской генеративной сфере, и пыльца у большинства из них имеет редуцированное число хромосом. Однако у ряда апомиктичных форм были описаны случаи развития в пыльниках диплоидных пыльцевых зерен (Simon, Peloquin, 1976; van Breukelen, 1982; Tavoletii, Mariani, Veronesi, 1991; Pagliarini et al., 1999; Mokadem et al., 2002; Bielig, Mariani, Berding, 2003; Risso-Pascotto et al., 2003). Цитологические доказательства одновременного формирования в пыльниках апомиктов пыльцы разного уровня плоидности получены нами при изучении микроспорогенеза у мятлика лугового (*Poa pratensis* L.).

Материал и методика

Объектом исследования послужила выборка из 10 растений популяции мятлика лугового, произрастающей на территории г. Саратова. В каждом соцветии проводили темпоральную фиксацию отдельных цветков на разных стадиях развития. Микроспорогенез изучали на временных давленных препаратах пыльников, окрашенных ацетокармином (Паушева, 1970). Структуру зрелых пыльцевых зерен исследовали на глицерин-желатиновых препаратах (Куприянов, 1989).

Результаты и их обсуждение

Проведенное исследование показало, что в пыльниках изученных растений формируются крупные материнские клетки микроспор (МКМ), которые претерпевают мейоз. После окончания делений образуется тетрада микроспор с изобилатеральным расположением клеток. Межклеточные перегородки закладываются сукцессивно. В результате двух последовательных делений из каждой микроспоры образуется трехклеточное пыльцевое зерно.

В части МКМ (в среднем 8.8%) мейоз проходил с нарушениями. В анафазе I и реже в анафазе II наблюдалось отставание одной или нескольких хромосом и образование хромосомных мостов. Данные аномалии типичны для факультативных апомиктов (Куприянов, 1983; Ноглер, 1990; Шишкинская и др., 2004), и именно они служат причиной формирования в пыльниках определенного процента анеуплоидной пыльцы. Наряду с этим были зарегистрированы нарушения мейоза, непосредственным результатом которых являются микроспоры с нередуцированным числом хромосом, и как следствие — образование диплоидных пыльцевых зерен.

Так, у 6 растений с достаточно высокой частотой (12.1—34.8 %) в анафазе I наблюдалось нерасхождение гомологичных хромосом и движение бивалентов к одному из полюсов (см. таблицу-вклейку, *1*). В пыльниках, зафиксированных на более поздних стадиях развития, зарегистрированы нетипичные диады и триады. В диадах одна клетка была безъядерной, а вторая содержала крупное ядро или метафазную пластинку (см. таблицу-вклейку, *2*, *3*). Триады состояли из двух клеток с ядрами и одной безъядерной.

Движение хромосом к одному полюсу имело место и в анафазе второго мейотического деления, причем как в одной, так и в обеих клетках диады (см. таблицу-вклейку, *4*). Несмотря на нетипичное поведение хромосом, межклеточные перегородки закладывались без нарушений. Образующиеся при этом тетрады имели в своем составе безъядерные клетки, гаплоидные и диплоидные микроспоры (см. таблицу-вклейку, *5*).

У двух растений формировались двуядерные микроспоры (6.2 и 10.1 % соответственно). Причиной их появления были аномалии анафазы и телофазы второго деления мейоза. Чаще всего группы хромосом расходились на небольшое расстояние друг от друга. Телофаза не завершалась цитокинезом, и диады распадались с образованием двуядерных клеток (см. таблицу-вклейку, *6*). Иногда обе группы хромосом отходили к одному полюсу. В зоне экватора закладывалась межклеточная перегородка, в результате одна из клеток становилась двуядерной, а другая — безъядерной (см. таблицу-вклейку, *7*). Образование двуядерных микроспор может быть одной из причин развития мужского гаметофита с четырьмя спермиями. Формирование из двуядерных микроспор пыльцевых зерен, содержащих два вегетативных ядра и четыре гаметы, ранее было описано у *Vinca herbacea* Waldst. et Kit. и *Parthe-*

nium argentatum A. Gray (Поддубная-Арнольди, 1976). Присутствие четырех спермиев в пыльцевых зернах мы неоднократно регистрировали у апомиктичных форм злаков (Шишкинская и др., 2004) и в том числе у растений изученной популяции (см. таблицу-вклейку, *8*). Кроме того, в результате слияния ядер в двуядерных микроспорах могут формироваться диплоидные микрогаметофиты. Данный способ нередукции в ходе микроспорогенеза описан у пентаплоидной *Brachiaria brizantha* Stapf (Risso-Poscotto et al., 2003) и бразильских линий *Paspalum* (Pagliarini et al., 1999).

Таким образом, в исследованной популяции мятлика лугового действуют механизмы, которые способны привести к одновременному формированию в пыльниках микроспор с редуцированным и нередуцированным числом хромосом. Основным из них, на наш взгляд, является движение хромосом к одному полюсу в анафазе первого или второго деления мейоза.

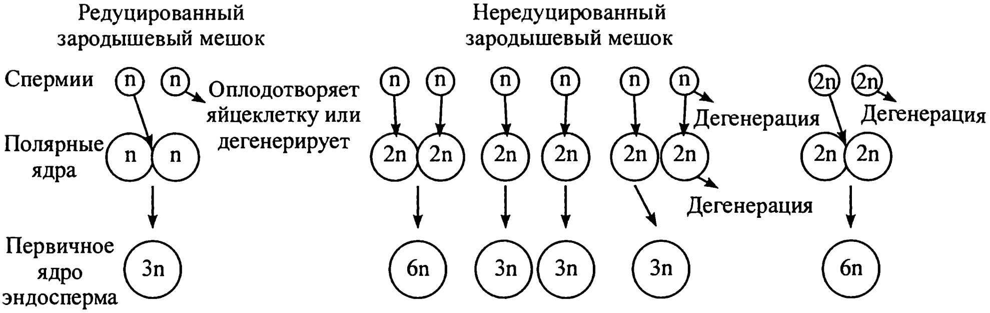
Размер клеток, как правило, коррелирует с плоидностью ядра, и поэтому вследствие анеуплоидии и нередукции в пыльниках может развиваться неоднородная по размеру пыльца (Mokadem et al., 2002; Шишкинская, Юдакова, 2003). У исследованной популяции морфометрические различия начинают проявляться у микроспор (см. таблицу-вклейку, *9*), но наиболее выражены в зрелой пыльце. Размер микроспор варьировал от 15.2 до 44.4 мкм. Крупные, а иногда и гигантские пыльцевые зерна не имели признаков дегенерации и содержали нормальные хорошо окрашенные спермии. Развитие в пыльниках наряду с гаплоидной пыльцой полноценной диплоидной, причем способной участвовать в репродуктивном процессе, описано у *Solanum phureja* Juz. et Buk. (van Breukelen, 1982), *Trifollium pratense* L. (Parrot et al., 1985), *Medicago sativa* L. (Tavoletii et al., 1991), *Rosa hybrida* L. (Mokadem et al., 2002), *Brachiaria brizantha* Stapf (Risso-Pascotto et al., 2003), *Saccharum officinarum* L., *S. spontaneum* L. и их межвидовых гибридов (Bielig et al., 2003), а также некоторых видов *Paspalum* (Pagliarini et al., 1999). Кроме того, есть данные о том, что пыльцевые зерна с нередуцированным числом хромосом имеют некоторые селективные преимущества во время опыления (Simon, Peloquin, 1976; Mokadem et al., 2002). Например, у *Solanum phureja* пыльцевые трубки диплоидных микрогаметофитов растут быстрее гаплоидных (van Breukelen, 1982).

Закономерное образование пыльцы разного уровня плоидности, несомненно, должно иметь какие-то обоснования. Принимая во внимание, что полиплоидизация является важным фактором эволюции покрытосеменных растений (Stebbins, 1971; Грант, 1984), некоторые авторы считают, что формирование мужских гаметофитов с нередуцированным числом хромосом играет определенную роль в эволюционном преобразовании вида, так как способствует увеличению плоидности потомства (Harlan, de Wet, 1975; Veilleux, 1985; Bretagnolle, Thompson, 1995). Мы полагаем, что только этим значение данного явления не ограничивается.

Известно, что нормальное развитие первичного ядра эндосперма возможно в том случае, если оно содержит один отцовский (о) и два материнских (м) генома (Ноглер, 1990; Haig, Westoby, 1991). У факультативных апомиктов, в том числе и у исследованного *Poa pratensis*, наряду с нередуцированными апоархеспорическими[1] зародышевыми мешками развиваются и нормально функционируют редуцированные эуспорические. Причем зародыши в каждом из них могут формироваться как в результате оплодотворения, так и партеногенетически. В эуспорических заро-

---

[1] Я использую термин, предложенный С. С. Хохловым (1967), который, на наш взгляд, более точно отражает сущность данного явления — развитие нередуцированного зародышевого мешка из соматической клетки нуцеллуса, хотя в зарубежной и отечественной литературе чаще употребляют термин «апоспория» и «апоспорический зародышевый мешок».


Редуцированный зародышевый мешок
Нередуцированный зародышевый мешок
Спермии
Оплодотворяет яйцеклетку или дегенерирует
Полярные ядра
Первичное ядро эндосперма
Дегенерация
Дегенерация
Дегенерация
n
2n
3n
6n

Варианты образования первичного ядра эндосперма с оптимальным балансом отцовских и материнских геномов.

дышевых мешках нормальное соотношение геномов в эндосперме (2м:1о) можно получить только при оплодотворении двух полярных ядер (n + n) одним гаплоидным спермием (n). Для достижения же оптимального баланса геномов в апоархеспорических мегагаметофитах существует несколько вариантов оплодотворения (см. рисунок): 1) слившихся полярных ядер (4n) двумя гаплоидными спермиями (n + n); 2) слившихся полярных ядер (4n) одним диплоидным спермием (2n); 3) каждого полярного ядра (2n) одним гаплоидным спермием (n); 4) одного из полярных ядер (2n) гаплоидным спермием (n) (второе неоплодотворенное полярное ядро при этом, как правило, дегенерирует).

Таким образом, в апоархеспорических зародышевых мешках нормальный эндосперм может формироваться как при участии гаплоидной, так и диплоидной пыльцы, тогда как в эуспорических мегагаметофитах — только при опылении гаплоидной пыльцой. Образование в пыльниках факультативных апомиктов диплоидных пыльцевых зерен увеличивает риск развития неполноценного эндосперма (2м:2о) в эуспорических мегагаметофитах и делает невозможным развитие в них жизнеспособных зародышей: триплоидных зиготических (n + 2n) или гаплоидных партеногенетических (n). Следовательно, участие в оплодотворении мужских гамет с нередуцированным числом хромосом снижает частоту образования потомства с нечетным уровнем плоидности (гаплоидов и триплоидов). Формирование генетически неоднородной пыльцы, на наш взгляд, можно рассматривать как один из механизмов регуляции соотношения разных способов репродукции в популяции и плоидности потомства.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грант В. Видообразование у растений. М., 1984. С. 393—436.

Куприянов П. Г. Соотносительная роль факторов, вызывающих появление дефектных пыльцевых зерен у растений в природе // Апомиксис и цитоэмбриология растений. Саратов, 1983. Вып. 5. С. 3—33.

Куприянов П. Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов, 1989. 160 с.

Ноглер Г. А. Гаметофитный апомиксис // Эмбриология растений: использование в генетике, селекции и биотехнологии. Т. 2. М., 1990. С. 39—82.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1970. 45 с.

Поддубная-Арнольди В. А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М., 1976. 507 с.

Хохлов С. С. Апомиксис: классификация и распространение у покрытосеменных растений // Усп. современной генетики. М., 1967. Вып. 1. С. 43—105.

Шишкинская Н. А., Юдакова О. И. Новый подход к использованию антморфологического метода для диагностики апомиксиса у злаков // Бюл. Бот. сада Саратов. ун-та. 2003. Вып. 2. С. 180—187.

Шишкинская Н. А., Юдакова О. И., Тырнов В. С. Популяционная эмбриология и апомиксис у злаков. Саратов, 2004. 148 с.

Bielig L. M., Mariani A., Berding N. Cytological studies of 2n male gamete formation in sugarcane, *Saccharum* L. // Euphytica. 2003. N 133. P. 117—124.

Bretagnolle F., Thompson J. D. Gametes with the somatic chromosome number: mechanisms of their formation and role in the evolution of autopolyploid plants // New Phytol. 1995. N 129. P. 1—22.

Haig D., Westoby M. Genomic imprinting in endosperm — its effect on seed development in crosses between species, and between different ploidies of the same species // Phil. Trans. Roy. Soc. London (B) Biol. Sci. 1991. N 333. P. 1—13.

Harlan J. R., de Wet J. M. J. The origins of polyploidy // Bot. Rev. 1975. N 41. P. 361—390.

Mokadem H. E., Crespel L., Meynet J., Gudin S. The occurrence of 2n-pollen and origin of sexual polyploidy in dihaploid roses (*Rosa hybrida* L.) // Euphytica. 2002. N 125. P. 169— 177.

Pagliarini M. S., Takayama S. Y., de Freitas P. M. et al. Failure of cytokinesis and 2n gamete formation in Brazilian accessions of *Paspalum* // Euphytica. 1999. N 108. P. 129—135.

Parrot W. A., Smith R. R., Smith M. M. Bilateral sexual tetraploidization in red clover // Can. J. Genet. Cytol. 1985. N 27. P. 64—68.

Risso-Pascotto C., Pagliarini M. S., do Valle B. C., Mendes-Bonato A. B. Chromosome number and microsporogenesis in a pentaploid *Brachiaria brizantha* (*Gramineae*) // Plant Breed. 2003. N 122. P. 136—140.

Simon P. W., Peloquin S. L. Pollen vigor as function of mode of 2n gamete formation in potatoes // J. Heredity. 1976. N 67. P. 204—208.

Stebbins L. Chromosomal Evolution in Higher Plants // Addison-Wesley Publ. Co. Menlo Park, CA, 1971. 215 p.

Tavoletii S., Mariani A., Veronesi F. Cytological analysis of macro- and microsporogenesis of diploid alfalfa clone producing male and female 2n gametes // Crop. Sci. 1991. N 31. P. 1258—1263.

van Breukelen E. W. M. Competition between 2x and 1x pollen in styles of *Sollanum tuberosum* determined by a quick *in vitro* method // Euphytica. 1982. N 31. P. 585—590.

Veilleux R. Diploid and polyploidy gametes in crop plant: mechanisms of formation and utilization in plant breeding // Plant Breed. Rev. 1985. N 3. P. 253—288.

SUMMARY

The processes of microsporogenesis in facultatively apomictic population of *Poa pratensis* L. were investigated cytologically. Simultaneous formation of reduced, aneuploid and unreduced pollen grains in the same anther was observed. The basic mechanisms of non-reduction were revealed. The significance of the phenomenon is discussed.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.29 (470)

© Т. В. Макрый

ЛИШАЙНИКИ РОДА *STICTA* (*LOBARIACEAE*) В РОССИИ

T. V. MAKRYI. LICHENS OF THE GENUS *STICTA* (*LOBARIACEAE*) IN RUSSIA

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (383) 330-19-86
E-mail: makry@nsu.ru

Поступила 10.04.2007
Окончательный вариант получен 04.10.2007

Обсуждаются вопросы таксономии, экологии и распространения 8 известных в России видов *Sticta*: *S. arctica*, *S. insinuans*, *S. fuliginosa*, *S. limbata*, *S. nylanderiana*, *S. sylvatica*, *S. wrightii*, *S. yatabeana*.

Рассмотрены вопросы охраны видов стикт и экотопов, в которых они обитают. Показана реликтовая природа большинства представителей рода в современных условиях, приведены факты резкого сокращения ареала самого широко распространенного в России вида *S. wrightii*.

Ключевые слова: лишайники, *Sticta*, таксономия, экология, распространение, Россия.

Род *Sticta* (Schreb.) Ach. насчитывает более 100 видов. Это гигрофильные, преимущественно тропические и субтропические лишайники, ареалы которых охватывают океанические и субокеанические районы. Подавляющая часть видов ограничена в своем распространении южным полушарием. Больше всего таксонов указано для Океании — 52 вида (включая разновидности), Бразилии — 46, Южной Африки — 31. В северном полушарии их значительно меньше: для Азии приводится 29 видов (для Китая — 16, или 19 с разновидностями, Индии — 18, Японии — 12), Сев. Америки (США, Канада) — 12, а для Западной Европы — всего 5 видов.

Задáчей исследования являлось уточнение данных по таксономии, экологии и распространению видов рода *Sticta* в России. За более чем 30 лет, прошедших с момента выхода «Определителя лишайников...» (Блюм, 1975), сведения о представителях рода существенно пополнились.

Нами были изучены образцы стикт, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (С.-Петербург) (LE), коллекция стикт, собранная нами и другими коллекторами в Байкальской Сибири, хранящаяся в Лихенологическом гербарии Центрального сибирского ботанического сада СО РАН в Новосибирске (ЦСБС), а также сборы из Западного и Восточного Саяна (в том числе С. В. Кравчук), любезно предоставленные Т. Н. Отнюковой и Н. В. Степановым. Сведения по распространению видов за пределами России взяты в основном из литературных источников (Soukup, 1965; Purvis et al., 1992; Nimis, 1993; Goward et al., 1994; Harada et al., 2004; Santesson et al., 2004, и др.), а также из информационных лихенологических сайтов в Интернете. В статье все пояснения и примечания автора даны в квадратных скобках.

На территории России в настоящее время известно 8 видов рода *Sticta*.

Sticta arctica Degel., 1938, Medd. från Göteborgs Bot. Trädg. 12 : 108.

Цианобионтный лишайник, содержащий в слоевище цианобактерию (синезеленую водоросль) *Nostoc*, характеризуется отсутствием изидий и соредий и является единственным представителем рода, имеющим арктическое распространение.

Обитает на замшелой почве в щебнистых — кустарничковых и мохово-лишайниковых тундрах.

Россия. Ямал, Гыданский п-ов (Андреев, Макарова, 1982); острова Карского моря (Андреев и др., 1987); острова Сибирякова (Куваев и др., 1994); Таймыр (Пийн, 1979; Zhurbenko, 1996); западная часть Арктической Якутии — низовья р. Анабар (Макарова, Перфильева, 1984), побережье моря Лаптевых и кряжа Прончищева (Егорова и др., 1991); Усть-Ленский заповедник — с Хараулахского хребта (Макарова, Перфильева, 1989) и о-в Самойловский (Журбенко и др., 2002); окр. бухты Тикси (Окснер, 1939); Новосибирские острова — Котельный и Большой Ляховский (Макарова и др., 1988); о-в Врангеля (Пуляев, Добрыш, 1989; Добрыш, 1995); Анюйское нагорье (Андреев, Макарова, 1982; Андреев, 1984); Чукотка (Окснер, 1939, 1974 : 244; Андреев, Макарова, 1982); Камчатка — Кроноцкий заповедник (Микулин, 1987). В лихенологическом гербарии БИН РАН вид представлен многочисленными материалами с территории России.

Общее распространение — азиатско-североамериканское (США, Канада) арктическое, но при этом отдельные местонахождения известны и из более южных широт (до 45° с. ш.), причем исключительно вдоль морских побережий: Сев. Америка — побережье залива Аляска, Алеутские острова, острова Гудзонова залива (Krog, 1968; Окснер, 1974), Азия — Япония (Harada at al., 2004).

Sticta limbata (Sm.) Ach., 1803, Meth. Lich. : 280. — *Lichen limbatus* Sm. apud Smith et Sowerb., 1803, Engl. Botan. 16 : tab. 1104.

Цианобионтный лишайник, отличающийся от других видов наличием серо-голубых краевых (в виде каймы) и реже поверхностных (округлых) соралей.

Обитает на замшелых влажных скалах, замшелых стволах деревьев лиственных и хвойных пород (*Abies*, *Sorbus* и др.), колоднике — в темнохвойных (пихтовых, елово-пихтовых, кедрово-еловых и др.) горно-долинных лесах.

Россия. Южная Сибирь, Дальний Восток, Западная Сибирь — горы Алтая: Алтайский заповедник — окр. пос. Яйлю, долины рек Шавла и Сурьяза (Королева, 1987, 1989), хр. Талавар — р. Каюшкан (Седельникова, 1990), Катунский хребет — р. Мульта (Седельникова, 2001а); Горная Шория: окр. пос. Теба — Шаман-ручей, первая в России находка (Седельникова, 1977, 1990); Западный Саян: хр. Кулумыс, бассейн р. Кебеж — реки Мал. Кебеж, Осиновка, Багазюль, Маралий ключ (гербарные материалы, собранные и переданные нам для определения Н. В. Степановым), там же, реки Мал. Кебеж, Киримзюль, Вторая Белая, Танзыбей, хр. Кантегирский — реки Голая, Мал. Голая, а также бассейн р. Амыл — реки Березовая, Шадат (Отнюкова, Степанов, 2005); без точных местонахождений приводится Н. В. Седельниковой (2001б). Средняя Сибирь — Восточный Саян: Куйсумский хребет [окр. г. Красноярска] — Заповедник Столбы (Отнюкова, 2001), Курагинский р-н [Шиндинский хребет] — долина р. Шинда, левый берег, 850 м, на вертикальной поверхности курумов в пихтовой тайге, 05 VII 1986, Н. В. Седельникова (LE); там же, 800 м, пихтовая тайга, на стволе кедра, 05 VII 1986, она же (LE); также указан без точных местонахождений (Седельникова, 2001б); Тува: Тоджинская котловина — заповедник Азас (Отнюкова, 2000). Байкальская Сибирь — Южное Прибайкалье: хр. Хамар-Дабан — долина р. Снежная в пределах Иркутской обл., нижнее течение (в районе Карьерных озер), левый берег, скалистый борт долины (около 50 м от русла протоки), замшелые скалы восточной экспозиции, на скале внизу — на затененной поверхности, 28 VIII 1989, Т. Макрый (ЦСБС) (Макрый, 1990б); в настоящее время там проходит туристская тропа. Дальний Восток — Хабаровский край: бассейн р. Горин, Комсомольский заповедник — гора Чоккеты (Микулин, 1989), Северный Сихотэ-Алинь (Скирина, 2002); и Сахалина (Чабаненко, 2002). Вид приводился также для Приморского края — для Среднего Сихотэ-Алиня (Скирина, Княжева, 1985, 1987), однако указания эти оказались ошибочными; материалы переопределены, образцы относятся к *Lobaria scrobiculata* (Scop.) DC. (Чабаненко, 2002). В лихенологическом гербарии БИН РАН материалы с территории России представлены лишь образцами из Восточного Саяна (см. выше).

Общее распространение. Приатлантическая Европа (Швеция, Норвегия, Германия, Португалия, Италия), Азорские, Канарские острова, о-в Мадейра, Вост. и Юж. Африка (Эфиопия, Кения, Уганда, Танзания, ЮАР), Вост. Азия (Япония, Корея, Китай), Океания, Сев. Америка (США, Канада), Юж. Америка (Чили), Австралия, Новая Зеландия.

Sticta fuliginosa Ach., 1803, Method. Lich. : 280.

Цианобионтный лишайник, характеризующийся небольшим однолопастным слоевищем (3—8 см в диам.), короткими широкоокруглыми лопастями, матовой или слегка блестящей, более или менее ровной верхней поверхностью и наличием цилиндрических изидий, которые собраны в небольшие коралловидные группы, разбросанные на поверхности и по краям лопастей.

Встречается на замшелых скалах, камнях, почве, замшелых стволах деревьев хвойных и лиственных (*Abies*, *Sorbus* и др.) пород — в темнохвойных (пихтовых, елово-пихтовых, кедровых с кедром корейским), дубовых и хвойно-широколиственных (буково-пихтовых) горно-долинных лесах.

Россия. Северный Кавказ: Краснодарский край — хр. Азиш-Тау (Криворотов, 1997), Кавказский заповедник (Ескин и др., 2004). Южная Сибирь — Алтай: Турочакский р-н — окр. с. Каюшкан, долина р. Каюшкан (Седельникова, 1986); Западный Саян: хр. Кулумыс — реки Бол. Кебеж, Осиновка, хр. Осиновские Косогоры (Отнюкова и др., 2005); Восточный Саян: без точных местонахождений (Седельникова, 2001б); Южное Прибайкалье: хр. Хамар-Дабан: Иркутская обл.: долина р. Снежная, нижнее течение (в районе Карьерных озер), левый берег, скалистый борт долины (около 50 м от русла протоки), замшелые скалы восточной экспозиции, на скале внизу — на затененной поверхности, 28 VIII 1989, Т. Макрый (ЦСБС); там же, среднее течение (выше Карьерных озер), каменистый залесенный холм с редким древостоем из кедра, пихты, березы, рябины, на замшелых скалах юго-западной экспозиции, 26 VII 1990, Т. Макрый (ЦСБС) (Макрый, 1990б); Бурятия: Байкальский заповедник, долина р. Выдриная, нижнее течение, 1 зимовье, 6.5 км, кедрово-елово-пихтовый лес, на замшелых валунах, 20—30 м от реки, 13 VII 2002, Г. Урбанавичюс, И. Урбанавичене (LE) (Урбанавичюс, Урбанавичене, 2004а, б); Олхинское плато: окр. г. Иркутска, ж.-д. ст. Орленок (5—15 км от станции), долина р. Бол. Олха (бассейн р. Иркут), осиновый с сосной, кедром, елью, березой, душекией лес разнотравный, нагромождение валунов, скала, на замшелой поверхности с восточной стороны, 16 IX 1989, Т. Макрый (ЦСБС). Бурятия без точного местонахождения (Блюм, 1975). Дальний Восток — Приамурье: Амурская обл., Зейский заповедник — р. Табунейка (Макрый, Стецура, 1987); Еврейская автономная обл., заповедник «Бастак» (Скирина, 2007); Сихотэ-Алинь: в пределах Хабаровского края (Чабаненко, 2002) и Приморского — Средний Сихотэ-Алинь, включая Сихотэ-Алинский заповедник (Скирина, Княжева, 1985; Скирина, 1987, 1995) и Южное Приморье (Княжева, 1974). В лихенологическом гербарии БИН РАН материалы с территории России представлены лишь образцами из Прибайкалья (см. выше).

Общее распространение. Приатлантическая Европа (Швеция, Норвегия, Германия, Франция, Италия), Британские, Азорские, Канарские острова, о-в Мадейра, Сев., Вост. и Юж. Африка (Марокко, Эфиопия, Кения, Уганда, Танзания, ЮАР), Передняя, Вост. и Юж. Азия (Турция, Монголия, Япония, Корея, Китай, Индия, Таиланд, о-в Тайвань), Океания, Нов. Гвинея, Сев. Америка (США, Канада, Мексика), Юж. Америка (Аргентина, Боливия, Бразилия, Венесуэла, Перу, Чили), Австралия, Новая Зеландия.

Sticta sylvatica Ach., 1803, Method. Lich. : 231.

Цианобионтный лишайник. От *S. fuliginosa* отличается более крупным многолопастным (или с ясной тенденцией стать многолопастным) слоевищем, разветвленными (дихотомическими), более удлиненными и узкими, вильчатыми на концах лопастями, более или менее блестящей, ясно сетчато-ребристой (или очень неровной) верхней поверхностью и мелкими изидиями, развивающимися в основном по ребрам (лишь кое-где на поверхности). Ясно признаки выражены лишь на сформировавшихся слоевищах, молодые экземпляры обоих видов очень похожи между собой, поэтому на практике идентификация их крайне затруднена, что отмечал еще G. Degelius (1935). *S. sylvatica* считается более редким, чрезвычайно влаголюбивым океаническим лишайником.

Встречается на замшелых скалах и стволах деревьев хвойных и лиственных пород (*Abies*, *Sorbus*, *Fagus* и др.) — в темнохвойных (пихтовых, пихтово-еловых) и буковых горно-долинных лесах.

Россия. Северный Кавказ: Северная Осетия [Алагирский р-н, бассейн р. Ардон] — окр. с. Цей (Wainio, 1899), Краснодарский край [Апшеронский р-н] — окр. станицы Темнолесская (Криворотов, 1997), Карачаево-Черкесская Республика — Тебердинский заповедник, ущелье Гоначхир (Блинкова и др., 2004); Алтай: Турочакский р-н — окр. пос. Азван (Седельникова, 1986); Западный Саян: хр. Кулумыс — реки Мал. Кебеж и Осиновка (Седельникова, 2001б); Восточный Саян: Курагинский р-н [Шиндинский хр.] — р. Шинда (Седельникова, 2001б); Приморский край: Средний Сихотэ-Алинь, включая Сихотэ-Алинский заповедник — с характеристикой встречаемости «часто» (Скирина, 1987, 1995 : 25). Характер распространения вида на территории России нуждается в дальнейшем изучении, а имеющиеся данные требуют проверки и подтверждения. В лихенологическом гербарии БИН РАН образцы *S. sylvatica* с территории России отсутствуют.

Общее распространение. Приатлантические и горные районы Европы (Юж. Норвегия, Швеция, Германия, Франция, Португалия, Италия, Балканы, Карпаты), Британские, Канарские острова, о-в Мадейра (Purvis et al., 1992; Nimis, 1993; Santesson et al., 2004), Юж. Африка (ЮАР), Сев. Америка (США, Мексика), Юж. Америка (Перу), Океания (Elix, McCarthy, 1998), о-в Тайвань (Aptroot et al., 2002) (но не приводится для Китая (Wei, 1991) и Японии (Harada et al., 2004)).

Sticta insinuans Nyl., 1890, Lich. Japon. : 30. — *Lobaria insinuans* (Nyl.) Zahlbr. (Блюм, 1975).

Лишайник с зеленой водорослью *Trebouxia* в слоевище. Характеризуется крупными размерами, мелкоокругло-дольчатыми лопастями, в центре черепитчато налегающими друг на друга, большим количеством лобулей, развивающихся по краям лопастей и, реже, на их поверхности, а также, согласно I. Yoshimura (1974), блестящей верхней поверхностью, отрицательной реакцией верхней коры и сердцевины с K и положительной реакцией сердцевины с KC (краснеет).

Обитает на стволах деревьев лиственных и хвойных пород, замшелых скалах и камнях — в хвойно-широколиственных горно-долинных лесах.

Россия. Приамурье: Еврейская автономная обл. — заповедник «Бастак» (Скирина, 2003, 2007); Южное Приморье: Южный Сихотэ-Алинь — Уссурийский заповедник (Княжева, 1978), Верхнеуссурийский стационар (Княжева, Ефимова, 1980; Княжева, 1984), Лазовский заповедник (Чабаненко, 1990); Южно-Курильские острова: Кунашир, Итуруп (Блюм, 1975; Чабаненко, 1999, 2002). В лихенологическом гербарии БИН РАН образцы вида с территории России отсутствуют.

Общее распространение. Япония (Harada et al., 2004), Филиппины (Zahlbruckner, 1925; Блюм, 1975).

Sticta yatabeana Müll. Arg. apud Miyoshi, 1891, Botan. Magaz. Tokyo 5 : 199. — *Ricasolia yatabeana* Stzbgr., 1895, Flora 81 : 112. — *Lobaria yatabeana* Zahlbr., 1925, Catal. Lich. Univ. 3 : 320. — *Lobaria yatabeana* (Müll. Arg.) Zahlbr. (Блюм, 1975).

Лишайник с зеленой водорослью, характеризующийся крупным толстым кожистым слоевищем с широкоокруглыми, городчатыми лопастями, густовойлочной, черно-бурой нижней поверхностью, с узкой голой полоской по краям лопастей, а также, согласно I. Yoshimura (1974), матовой верхней поверхностью и мелкими цифеллами неправильной формы.

Встречается на стволах деревьев, валеже, замшелых скалах — в горных пихтово-еловых и хвойно-широколиственных лесах.

Россия. Приморский край (без точных местонахождений) (Блюм, 1975; Скирина, 1998, 1999). В 2002 г. нахождение вида на территории России было поставлено дальневосточными исследователями под сомнение (Чабаненко и др., 2002), но в том же году подтверждено С. И. Чабаненко (2002) со ссылкой на гербарные образцы (ТИГ ДВО РАН и KW). Недавно вид был выявлен в Приамурье: Еврейская автономная обл., заповедник «Бастак» — гора Быдыр (Скирина, 2007). Тем не менее требуется тщательная проверка материалов, отнесенных к этому виду, и уточнение местонахождений. В лихенологическом гербарии БИН РАН образцы вида с территории России отсутствуют.

Общее распространение. Япония (Harada et al., 2004), Южная Корея.

Наиболее сложным оказался вопрос о распространении на территории России двух близких видов с зелеными водорослями в слоевище — *S. wrightii* и *S. nylanderiana*. Данные об ареалах этих видов в пределах России, помещенные в «Определителе...» (Блюм, 1975), не отражают действительности. Кроме того, подлежат проверке и данные об их местонахождениях, имеющиеся в статьях и монографиях отечественных исследователей, опубликованных после выхода в свет «Определителя...». В ключе, диагнозах и характеристиках ареалов этих двух видов были допущены ошибки.

Так, в «Определителе...» для *S. wrightii* указано, что «Слоевище [вероятно, имеется в виду верхняя кора] от K желтеет (для большинства японских растений указывается отрицательная реакция). Сердцевинный слой от K не изменяется, от KC краснеет, от C слабо розовеет» (Блюм, 1975 : 226—227). В действительности *S. wrightii* характеризуется отрицательной реакцией коры на K и положительной реакцией сердцевины на K (желтеет), тогда как на C и KC ни кора, ни сердцевина не реагируют. При проведении реакции с K следует иметь в виду, что верхняя кора может окрашиваться от сердцевины, поэтому проводить тестирование следует аккуратно, тоненькой палочкой или капилляром.

Для *S. nylanderiana* в «Определителе...» указано, что «Слоевище [верхняя кора] от K желтеет; сердцевинный слой от K и KC не изменяется» (Блюм, 1975 : 227). На самом деле верхняя кора от K действительно желтеет, сердцевина от K не изменяется, а вот от KC и C сердцевина более или менее интенсивно краснеет или розовеет.

В «Определителе...» для обоих видов указано, что «верхняя поверхность ... блестящая или (более или менее) матовая» (Блюм, 1975 : 226—227), тогда как в действительности *S. wrightii* характеризуется матовой верхней поверхностью, а *S. nylanderiana* — блестящей.

Ранее для Байкальского хребта и Хамар-Дабана нами приводился вид *S. nylanderiana* (Макрый, 1981, 1990а, б, 2002). Все материалы из этих районов, определенные первоначально как *S. nylanderiana*, а также образцы, собранные в разных районах Байкальской Сибири (Иркутская обл., Бурятия), находящиеся в нашем распоряжении (ЦСБС), были подвергнуты ревизии, в результате которой установлено, что на самом деле они относятся к *S. wrightii*. К этому же таксону, по-видимому, надо относить и все литературные указания *S. nylanderiana* для данного региона (Будаева, 1989; Пярн, Трасс, 1990; Урбанавичене, Урбанавичюс, 1998, и др.).

Важно отметить, что в первой половине прошлого столетия для Байкальской Сибири указывался именно вид *S. wrightii*: для Тункинской долины А. А. Еленкиным (1902, 1903, как *Ricasolia wrightii*), для Баргузинского хребта К. А. Рассадиной (1936).

При ревизии 40 образцов, относящихся к видам *S. nylanderiana* и *S. wrightii*, хранящихся в лаборатории лихенологии и бриологии БИН РАН (LE), было выявлено 14 неверно идентифицированных. Учитывая большое число ошибочных определений этих видов в опубликованных за последние годы литературных источниках, все местонахождения их приводятся только по этикеткам проверенных и идентифицированных нами образцов.

Sticta nylanderiana Zahlbr., 1925, Catal. Lich. Univ. 3 : 356. — *S. platyphylla* Nyl., 1860, Sinops. Lich. 1 : 357 (non sensu A. Massal., 1853).

Вид с зеленой водорослью. Характеризуется буровато-серой блестящей верхней поверхностью слоевища, положительной реакцией верхней коры с K (желтеет), отрицательной реакцией сердцевины с K и положительной с C и KC (краснеет или розовеет).

Обитает на стволах лиственных и хвойных пород деревьев (бук городчатый, ель аянская и др.), замшелых скалах — в еловых, елово-пихтовых и хвойно-широколиственных горных лесах.

Россия. Хабаровский край: Дальневосточное краевое переселенческое управление, побережье Татарского пролива, р. Коппи, нижнее течение, елово-пихтовый лес, на ветвях деревьев, 28 VII 1927, Н. Кабанов (Е. Штукенберг определила как *S. wrightii*) (LE); Приморская обл., р. Катэн — левый приток р. Хор, 30 км от устья, на *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr., 02 VII 1927, Е. Креженцова (А. Окснер определил как *Sticta wrightii*) (LE); Сов.-Гаванский р-н, д. Алексеевка, еловый лес, на дереве, 03 X 1939, С. М. Кравченко (В. П. Савич определил как *S. wrightii*) (LE); район им. Лазо [ныне Переяславский р-н], верховья р. Хор, ельник зеленомошник с багульником, на мхах, 08 IX 1946, А. П. Нечаев (В. П. Савич определил как *S. wrightii*) (LE). — Приморский край: Манчжурская Приморская флористическая область, Бухта Терней, восточный склон хр. Лао-Линь [Сихотэ-Алинь] в вершине р. Сида-Сахобэ, на деревьях в хвойном лесу, 23 IX 1906, Н. А. Пульчевский (А. В. Пчелкин определил как *S. wrightii*) (LE); Сихотэ-Алинский заповедник, Курминское лесничество, у ключа Спорного, ельник с пихтой белокорой, кедром корейским, кленом бородатым, березой даурской, на ели, 14 IX 1978, А. В. Пчелкин (как *S. wrightii*) (LE); Лазовский заповедник, пик 1240 м, подъем на гору Черная, на ели аянской, 08 VIII 1984, С. Чабаненко (как *S. wrightii*) (LE).

Общее распространение. Вост. и Юж. Азия (Япония, Корея, Китай, Индия, Таиланд, о-в Тайвань). Указание Л. Г. Бязрова (1989) для Монголии (Хангай) требует проверки. Япония: Comori, maio 1897, Faurie (Hue определил как *S. platyphylla*) (LE); Yogami: Hokone, 11 VI 1910, Sakusai (как *S. miyoshiana*) (LE); Honsu, prov. Kii, montis Ohdaigahara, alt. 1500 m., ad truncos *Fagus crenata* Bl., 13 VIII 1961, M. Togashi (Y. Asahina определил как *Sticta nylanderiana*) (S. Kurokawa et H. Kashiwadani. Lichenes rariores et critici exsiccate. N 335) (LE); ni M-te zaradake ni Kuishu, junio 1899, Faurie (Hue определил как *S. platyphylla*) (LE); Япония, 02 VII 1861, Максимович (как *S. wrightii*) (LE). — Китай: Yunnan, eastern slope of Likiang Snow Range, Yangtze Watershed, Likiang, May-October, 1922, no 11774, J. F. Rock (M. E. Hale определил как *S. nylanderiana*) (LE); prov. Yunnan: in montis Yülung-schan, prope urben Lidjiang, regione temperata, 3450—3500 m. s. m., corticola, H. Handel-Mazzetti (как *S. platyphylla*) (Cryprogamae exsiccatae editae a Museo Hist. Natur. Vindobonensi. N 2751) (LE).

Sticta wrightii Tuck., 1859, Americ. Jorn. Arts and Scienc., ser. 2, 28 : 204. — *Ricasolia wrightii* (Tuck.) Nyl., 1860, Synops. Lich. 1 : 366. — *Sticta miyoshiana* Müll. Arg., 1891, Flora 74 : 111; Miyoshi, 1891, Botan. Magazin Tokyo 5 : 198. — *Lobaria wrightii* Th. Fr. (Крылов, 1882).

Вид с зеленой водорослью в слоевище. Характеризуется буровато-серой матовой верхней поверхностью, отрицательной реакцией верхней коры на K, положительной реакцией сердцевины на K (желтеет) и отрицательной на C и KC.

Обитает на стволах деревьев лиственных и хвойных пород (рябина, береза, осина, ель, пихта и др.), замшелых камнях и скалах — во влажных еловых, пихтовых и смешанных (с лиственными породами) горно-долинных лесах.

Россия. Карелия: Ad Onegam, Rasnavolok [оз. Онега, мыс Риснаволок на о-ве Суйсарь], 1863, Th. Simming (как *Ricasolia wrightii*) (LE); In Karelia Onegensi, Perttiniemi [Карелия онежская, оз. Пертозеро, п-ов Пертнаволок], super latus praeruptum rupis dioriticae [на отвесной поверхности диоритовых скал], loco subumbroso et sicco [место затененное сухое], leg. Th. Simming, J. P. Norrlin 18!63! et 1870 [в 1863 г. гербаризировали вместе, в 1870 г. один Norrlin] (как *R. wrightii*) (J. P. Norrlin. Herbarium Lichenum Fenniae. Fasciculus 1. 1875) (LE). — Ярославская обл.: Вологодская губерния и уезд, Володарская волость, Согожский р-н, Ярославская государственная лесная дача, еловый лес, на сучках *Picea excelsa* (Lam.) Link, 03 VIII 1928, А. М. Леонтьев (в 1960 г. В. П. Савич определил как *Sticta wrightii*) (LE); USSR, Rossia septentrionalis, regio et distr. Vologdaensis, praedium sylvaticum Jaroslavskaja in sylva ad ramos *Piceae excelsae*, Anno 1928, Leontjev (V. P. Savicz. Lichenotheca Rossica. Deca XI. 1961. № 107 как *Sticta wrightii*) (LE). — Республика Коми: Priluzskii region, Dimgul, 1 km E of the brook at kvartal line 84/90. Stand Lojemskoje 84:39+38. 60°35′12″ N 48°37′76″ E, alt. 135 m, 10 km WNW of Lojma, Spruce forest of wet tall herb type with in mixture of *Sorbus*. On *Sorbus* [Прилужский р-н, Димгуль, Лойма, лесонасаждение Лойемское, 60°35′12″ с. ш. 48°37′76″ в. д., еловый лес крупнотравный с примесью рябины, на рябине], 04 IX 1998, J. O. Hermansson, A. Koffman (J. O. Hermansson определил как *Sticta nylanderiana*) (LE). — Средний и Северный Урал: Свердловская обл.: Пермская губерния, Сухогорский завод, P. N. Kryloff (Th. Fries определил как *Lobaria wrightii*) (LE); Пермская губерния, Камень близ Сухогорского завода и Качканар (как *L. wrightii*) (Гербарий Русской флоры П. Н. Крылова, 1878) (LE); с. Никито-Ивдельское [ныне г. Ивдель], в лесу, V 1887, Кузнецова (А. Еленкин определил как *Ricasolia wrightii*) (LE). — Пермская обл.: Пермская губерния, р. Вишера — Камень Порожней и Камень Вороной (как *Lobaria wrightii*) (Гербарий Русской флоры П. Н. Крылова, 1878) (LE); Теплогорск, лесная дача Чекменские печи, 57-й квадрат, ель III бонитет с травяно-моховым покровом, с елей, описание 4, 13 IX 1928, К. Игошина (М. П. Томин определил как *Sticta wrightii*) (LE). — Алтай: Телецкое озеро, близ Колдора, 26 VI 1897, В. Сапожников (М. Томин определил как *S. wrightii*) (LE). — Восточный Саян: Красноярский край: Курагинский р-н, [Шиндинский хребет] правый берег р. Шинда, 800 м, пихтово-осиновый лес, на стволах пихты, рябины, на вертикальных затененных поверхностях курумов, 05 VII 1986, Н. В. Седельникова (как *S. nylanderiana*) (LE); там же, левый берег р. Шинда, 850 м над ур. м., на вертикальных поверхностях курумов в пихтовом лесу, 05 VII 1986, Н. В. Седельникова (как *S. nylanderiana*) (LE); Иркутская обл.: Тулунский р-н: долина р. Белая Зима, в 6 км вниз по течению от пос. Белозиминск, низкая пойма, еловый с кедром, пихтой, березой, черемухой лес кустарниковый разнотравный, на ели, 30 VI 1996, Т. Макрый (ЦСБС); долина р. Белая Зима, в 4 км вверх по течению от пос. Белозиминск, кедрово-пихтово-березово-еловый с тополем, рябиной, ивой лес разнотравный, на ели, 29 VI 1996, Т. Макрый (ЦСБС); 1.5 км от пос. Аршан, долина р. Ия, кедрово-елово-пихтовый с рябиной, черемухой, осиной лес папоротниково-разнотравный, на основании ствола ели, 09 VII 1998, С. Воронюк (ЦСБС); 7 км на ЮЗ от пос. Аршан, долина р. Прав. Горхон, кедрово-пихтово-еловый с рябиной, черемухой лес шиповниковый зеленомошный, на ели, 09 VII 1998, С. Воронюк (ЦСБС); Бурятия: Иркутская губерния, Тункинский р-н, с. Нилова Пустынь, долина р. Эхе-Угун [Ихе-Ухгунь] при впадении в р. Иркут, влажные скалы, на мхах, 1902, А. Еленкин (как *Ricasolia wrightii*) (LE). — Южное Прибайкалье: Хамар-Дабан, северо-западный макросклон: Иркутская обл.: р. Бабха, смешанный лес разнотравный, на камне, 03 VI 1963, В. Буркова (ЦСБС); р. Осиновка (Танхойская), березово-кедрово-пихтовый лес разнотравно-вейниковый, на березе, 03 VII 1990, Т. Макрый (ЦСБС); р. Снежная (среднее течение), елово-кедрово-пихтовый лес папоротниково-зеленомошный, на рябине, 26 VII 1990, Т. Макрый (ЦСБС); р. Тальцы (приток р. Снежная), смешанный кедрово-елово-березово-пихтовый с черемухой, рябиной лес папоротниково-разнотравный, на рябине, 27 VII 1990, Т. Макрый (ЦСБС); Бурятия: р. Бол. Мамай, смешанный пихтовый лес, на березе, 18 VIII 1988, Т. Макрый (ЦСБС); Переемная (нижнее течение), смешанный лес разнотравный, на рябине, березе, 04 VII 1990, Т. Макрый (ЦСБС); р. Переемная (среднее течение), смешанный кедрово-еловый с березой, рябиной лес папоротниково-разнотравный, на рябине, березе, 16 VIII 1989, Т. Макрый (ЦСБС); ключ Немский (приток р. Переемная), кедрово-елово-пихтовый с березой, рябиной лес разнотравный, на рябине, 18 VIII 1989, Т. Макрый (ЦСБС). — Становое нагорье: Байкальский хребет, западный макросклон, Иркутская обл.: р. Кунерма, смешанный елово-кедрово-пихтовый с березой, рябиной, душекией лес кашкарово-чернично-зеленомошный, на замшелой рябине, 11 IX 1979, Т. Макрый (ЦСБС); там же смешанный кедрово-елово-пихтовый лес кашкарово-баданово-зеленомошный, на березе, 11 IX 1979, она же (ЦСБС); р. Окунайка, выше оз. Дальнего, остров, смешанный кедрово-елово-пихтово-лиственничный с березой, душекией лес разнотравно-папоротниковый, на березе, 18 VI 1979, Т. Макрый (ЦСБС) (Макрый, 1981, 1990а, как *S. nylanderiana*); Баргузинский хребет: Бурятия: Байкал, восточное побережье, падь Банная, влажные тенистые скалы, 1928, К. Рассадина (как *S. wrightii*) (LE); Северо-Муйский хребет: Бурятия: окр. пос. Муя, долина р. Витим, смешанный лес, на стволе березы, 02 VII 1965, В. Буркова (ЦСБС); зона БАМ, окр. Северо-Муйского тоннеля, 1976, М. Иванова (ЦСБС); хр. Кодар: Иркутская обл.: Витимский заповедник, устье р. Сыгыкта, прирусловой топольник багульниково-зеленомошный, на стволах березы, рябины, 22 VII 1997, А. Лиштва (ЦСБС); (Макрый, Лиштва, 2005). — Хабаровский край: Дальневосточный край, р. Коппи, ниже р. Тензы, в 40 верстах от моря, елово-пихтовый лес, 29 VII 1922, Кабанов (А. Окснер определил как *S. wrightii*) (из Гербария Хабаровского краеведческого музея) (LE).

Общее распространение. Европа. Германия: Bavaria, in cortice Aceris prope Berchtesgaden [Сев.-Вост. Альпы, Бавария, окр. г. Берхтесгаден, на коре клена], Raushenberger (как *Ricasolia wrightii*) (H. Lojka. Lichenotheca universalis. Fasc. II. 1885. N 58) (LE). Азия. Тибет: ad truncos arborum in montibus inter stat Tung-olo et O-lun-shi in decliv occid. Ko-rhshi-shan pass. in Tibeto orient. (in dit. opp. Ta-tsien-lu), 1893, Potanin [Вост. Тибет, зап. сторона перевала Ко-эрrг-ши-шань (Ка-при-ло) между пунктами Тунг-оло и О-лунь-ши, на стволах деревьев, 17 мая 1893, Потанин] (A. Elenkin определил как *R. wrightii*) (A. Elenkin. Lichenes Florae Rossiae et regionum confinium orientalium. Fasc. I. 1901. N 31) (LE). — Китай: Lidjiang, in silvis ad Ndaza Ko, alt. 3000-3500 m., in truncis *Piceae* spec. [Юньнань, Лиджианг, в лесу.., высота 3000—3500 м, на стволах ели], VI 1928, J. F. Rock (как *Sticta nylanderiana*) (Cryptogamae exsiccatae editae a Museo Hist. Natur. Vindobonensi. N 3665) (LE). — Япония: Fuji, 1924, Y. Asahina (A. Zahlbruckner определил как *S. mijoshiana*) (LE).

Образцы *S. wrightii* были выявлены мной из Красноярского края (с Западного Саяна) по материалам (идентифицированным первоначально как *S. nylanderiana*), предоставленным мне Т. Н. Отнюковой и Н. В. Степановым при подготовке ими раздела «Лишайники» для «Красной книги Красноярского края». В результате вид приведен в «Красной книге...» для Западного Саяна: хребты Кулумыс, Кедранский, Назаровский, Крыжина, Кантегирский, бассейны рек Оя, Амыл и Восточного Саяна: хр. Куйсумский (Отнюкова и др., 2005) под верным названием — *S. wrightii*, но при этом допущены некорректные ссылки на работы сибирских лихенологов (Макрый, 1990а; Седельникова, 1990, 2001; Урбанавичене, Урбанавичюс, 1998), в которых указывался вид *S. nylanderiana*.

Впервые для Южной Сибири (Алтае-Саянской горной области) лишайник *S. wrightii* был указан еще в 1896 г. Е. А. Wainio (1896 : 16) по гербарным материалам из коллекции Минусинского музея, собранным Н. М. Мартьяновым в Енисейской губернии [а именно в Хакасии] — на скалах в долинах рек Матур [лев. приток р. Абакан — Абаканский хребет] и Немир [исток р. Камышта, также лев. приток р. Абакан — Канский хребет].

Общее распространение. Сред. Европа (Германия), Вост. Азия (Япония: Хоккайдо–Кюсю, Корея, Сев. Монголия, Китай, Таиланд, о-в Тайвань), Сев. Америка (США, Канада).

Среди 8 видов *Sticta*, известных в настоящее время в России, *S. arctica*, *S. fuliginosa*, *S. limbata*, *S. sylvatica* содержат в своих слоевищах синезеленую водоросль *Nostoc*, а *S. insinuans*, *S. nylanderiana*, *S. wrightii*, *S. yatabeana* — зеленую *Trebouxia*.

Sticta arctica — единственный представитель рода, обитающий в полярной области. Он имеет узкий арктический азиатско-североамериканский ареал. Еще 3 цианобионтных вида — *S. limbata*, *S. fuliginosa* и *S. sylvatica* — характеризуются, напротив, очень широкими и чрезвычайно дизъюнктивными мультирегиональными ареалами, охватывающими все или почти все континенты (кроме Антарктиды). На территории России они находятся за пределами основного распространения и имеют разрозненные местонахождения в горах юга страны, где встречаются довольно редко и спорадически. Сведения о распространении *S. sylvatica* в России требуют проверки и подтверждения.

Только 1 вид — *S. wrightii* — характеризуется голарктическим евразиатско-североамериканским ареалом. Он наиболее широко распространен в России: Дальний Восток (достоверно лишь Хабаровский край, см. выше), Южная Сибирь, Урал, север европейской части России (Коми, Ярославская обл., Карелия) и относится к группе «атрацикулярных» реликтов [термин введен нами (Макрый, 2002) для обозначения мезофильных лишайников, связанных с темнохвойными лесами].

Образцы близкого таксона *S. nylanderiana* в Гербарии БИН РАН (LE) имеются только с Сихотэ-Алиня в пределах Хабаровского и Приморского краев. Вид отмечен также на Сахалине (Sato, 1936). В целом ареал его охватывает Южную и Восточную Азию. Необходимо дальнейшее изучение и уточнение характера распространения вида на территории России.

Многочисленные литературные сведения о встречаемости *S. wrightii* и *S. nylanderiana* в разных районах Дальнего Востока и Сибири нуждаются в серьезной проверке, поскольку непонятно, правильно ли были определены образцы и к какому виду относится то или иное местонахождение, та или иная экологическая характеристика. Однозначно можно говорить лишь о том, что на юге Дальнего Востока встречаются оба вида, а в Байкальской Сибири и западнее — только один: *S. wrightii*. Поэтому указания *S. nylanderiana* для Алтая, Зап. и Вост. Саяна (Седельникова, 1990, 2001а, б), Урала: заповедник Вишерский (Селиванов, 2005), Республики Коми: Печеро-Илычский заповедник (Пыстина, Херманссон, 1996; Пыстина, 2003; Херманссон и др., 2006) — ошибочны.

Верные данные о распространении *S. wrightii* на территории России имеются в цитированных выше работах по Сибири Е. А. Wainio (1896), А. А. Еленкина (1902), К. А. Рассадиной (1936), а также Е. Ф. Королевой (1989), которая приводит лишайник для Алтайского заповедника (Телецкое озеро — мыс Караташ, побережье между реками Челюш и Баскон, окр. пос. Яйлю, урочище Карагай). Вид правильно указан для Урала — для Сухогорского завода и р. Вишера: камни Вороной, Порожней (Крылов, 1882, как *Lobaria wrightii*, см. выше), р. Вишера (Окснер, 1945), Вишерского заповедника (Шкараба и др., 2006). Кроме того, по гербарным материалам XIX в. (см. выше), лишайник приводится для Южной Карелии — Риснаволок, Пертнаволок (Nylander, 1866; Norrlin, 1876; Фадеева и др., 1997).

Виды *Sticta insinuans* и *S. yatabeana* имеют очень узкие восточноазиатские (восточноазиатско-тихоокеанские) ареалы. Первый распространен на территории России шире. Самые западные точки для обоих отмечены в Приамурье. Местонахождения *S. yatabeana* требуют проверки и подтверждения. В целом юг Дальнего Востока — самый богатый стиктами регион России. Вполне вероятно, что там могут обитать и другие близкие представители рода.

Все виды *Sticta* характеризуются узкой экологической амплитудой и приуроченностью к особым экотопам. Именно поэтому даже в районах распространения встречаются они, как правило, редко. За исключением *S. arctica*, остальные 7 видов являются субтропическими, неморальными или атрацикулярными реликтами. По нашим наблюдениям, в Байкальской Сибири все 3 известных там стикты — *S. wrightii*, *S. fuliginosa* и *S. limbata* — отмечены только на северных и западных макросклонах хребтов, принимающих основную массу осадков, и приурочены к елово-пихтовым лесам в днищах долин горных речек и к замшелым скалам в основаниях бортов этих долин, т. е. к экотопам с наиболее влажными и мягкими микроклиматическими условиями (Макрый, 2002).

Вид *S. limbata* внесен в «Красные книги» СССР (1984), РСФСР (1988) и ряд региональных. Для этого таксона, как и для других, порой не менее редких, реальную угрозу представляет нарушение их естественных местообитаний: вырубки пихтовых, кедрово-пихтовых и смешанных с пихтой лесов в долинах горных рек, а также пожары и загрязнение атмосферы. Сохранение девственных темнохвойных лесов — это первое условие для сохранения видов стикт. Все виды *Sticta* чрезвычайно чувствительны к изменению экологического режима и тем более к нарушению их местообитаний (иссушению, осветлению и т. д.). С уничтожением горно-долинных экосистем, девственных темнохвойных лесов и скальных экотопов виды *Sticta* быстро выпадают из биоты регионов, что мы и наблюдали в Тункинской долине. Там, где некогда под скалистым склоном по берегу р. Ихе-Ухгунь проходила вьючная тропа (или узкая проселочная дорога), где собирал лишайники в 1902 г. А. А. Еленкин, в настоящее время скалы взорваны и проложена широкая насыпная дорога. Основание скалистого склона, где обитал вид *S. wrightii*, уничтожено, а те лишайники, что еще ютятся на замшелых скалах (в их числе *Dendriscocaulon umhausense* (Auersw.) Degel.), покрываются слоем пыли и в условиях интенсивного туризма также обречены.

Подобные явления не редкость и для других регионов. Так, предпринятые в 2000 г. М. А. Фадеевой совместно с доктором Т. Ahti поиски *S. wrightii* в Карелии — в районе Пертнаволок, где лишайник был собран в 1863 и 1870 гг. (см. выше), — не увенчались успехом. «Растительность скальных выходов, подходящих для произрастания стикты, еще недавно поросших можжевельником», была «выжжена свежим пожаром» (Фадеева, 2005 : 255). Не удалось обнаружить этот вид и в известных местонахождениях на р. Вишера уральским исследователям (Шкараба и др., 2006). Единственное местонахождение *S. wrightii* в Зап. Европе — в Баварии, по сообщению М. А. Фадеевой (2005) со ссылкой на данные Т. Ahti, также уничтожено в годы Второй мировой войны.

Все приведенные факты указывают на чрезвычайно быстрое и неуклонное сокращение ареала этого древнего влаголюбивого вида, который изначально, по-видимому, был довольно широко распространен в Европе — и в зоне темнохвойных еловых лесов, и в горно-долинных темнохвойных с рябиной, осиной и хвойно-широколиственных лесах, и в особых скальных экотопах. В этой связи полезно было бы провести мониторинг популяций *S. wrightii* по всей России — во всех местонахождениях, где вид был обнаружен в конце XIX—начале XX в., и оценить реальную угрозу сокращения ареала вида.

Чрезвычайно уязвимыми являются и восточноазиатские виды, находящиеся в России на северо-западной границе своего ареала. Не будучи еще достаточно изученными, эти виды уничтожаются в результате лесных пожаров и варварских рубок хвойно-широколиственных, темнохвойных и дубовых лесов, проводимых в последние десятилетия в Приморском крае.

Благодарности

Выражаю искреннюю благодарность Н. С. Голубковой за предоставленную возможность работать в Гербарии лаборатории лихенологии и бриологии БИН, Т. Н. Отнюковой, Н. В. Степанову, М. М. Ивановой, С. Э. Вершининой (Воронюк), А. В. Лиштве за переданные ими образцы *Sticta* из Красноярского края и Байкальской Сибири, а также М. А. Фадеевой, которая оказала помощь в расшифровке карельских местонахождений (указанных в этикетках) и благодаря настойчивым просьбам которой проведено данное исследование.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев М. П. Систематический состав лихенофлоры Анюйского нагорья // Новости систематики низших растений. 1984. Т. 21. С. 136—142.

Андреев М. П., Добрыш А. А., Ребристая О. В. Лишайники островов Белого и Шокальского (Карское море) // Новости систематики низших растений. 1987. Т. 24. С. 126—131.

Андреев М. П., Макарова И. И. Интересные лишайники азиатской Арктики // Новости систематики низших растений. 1982. Т. 19. С. 117—121.

Блинкова О. В., Урбанавичюс Г. П., Урбанавичене И. Н. Аннотированный список лишайников Тебердинского заповедника // Комплексные исследования альпийских экосистем Тебердинского заповедника: Труды Тебердинского государственного биосферного заповедника. Вып. 21. М., 2004. С. 113—149.

Блюм О. Б. Сем. *Stictaceae* // Определитель лишайников СССР. Вып. 3. Л., 1975. С. 197—230.

Будаева С. Э. Лишайники лесов Забайкалья. Новосибирск, 1989. 105 с.

Бязров Л. Г. Лишайники // Флора Хангая. Л., 1989. С. 17—73.

Добрыш А. А. Аннотированный список лишайников острова Врангеля // Новости систематики низших растений. 1995. Т. 30. С. 52—60.

Егорова А. А., Васильева И. И., Степанова Н. А., Фесько Н. Н. Флора тундровой зоны Якутии. Якутск, 1991. 184 с.

Еленкин А. А. Краткий предварительный отчет о споровых, собранных в Саянских горах летом 1902 г. // Изв. СПб. Бот. сада. 1902. Т. 2. С. 218—220.

Еленкин А. А. О замещающих видах (II) // Изв. Имп. СПб. Бот. Сада. 1903. Т. 3. Вып. 2. С. 49—62.

Ескин Н. Б., Урбанавичене И. Н., Урбанавичюс Г. П. К флоре лишайников Кавказского биосферного заповедника (Краснодарский край) // Новости систематики низших растений. 2004. Т. 37. С. 207—210.

Журбенко М. П., Чернядьева И. В., Кожевников Ю. П. Лишайники, лихенофильные грибы, мхи и сосудистые растения острова Самойловский (Усть-Ленский заповедник, Арктическая Якутия) // Новости систематики низших растений. 2002. Т. 36. С. 100—113.

Княжева Л. А. Стволовые лихеносинузии в темнохвойных лесах на юге Приморского края // Споровые растения советского Дальнего Востока. Владивосток, 1974. Т. 22 (125). С. 132—137.

Княжева Л. А. Лишайники // Флора и растительность Уссурийского заповедника. М., 1978. С. 115—126.

Княжева Л. А. Лишайники // Флора Верхнеуссурийского стационара (Южный Сихотэ-Алинь). Владивосток, 1984. С. 65—74.

Княжева Л. А., Ефимова В. А. Закономерности распределения лишайников в лесах Верхне-Уссурийского стационара // Комплексные исследования лесных биогеоценозов. Владивосток, 1980. С. 26—33.

Королева Е. Ф. О лишайниках из Красной книги СССР в Алтайском заповеднике // Исчезающие, редкие и слабо изученные растения и животные Алтайского края и проблемы их охраны: Тез. докл. конф. Барнаул, 1987. С. 9.

Королева Е. Ф. Лишайники Алтайского заповедника (семейства *Peltigeraceae*, *Nephromataceae*, *Lobariaceae*, *Hypogymniaceae*, *Parmeliaceae*, *Umbilicariaceae*) // Водоросли, лишайники, грибы и мохообразные в заповедниках РСФСР: Сб. науч. трудов ЦНИИЛ Главохоты РСФСР. М., 1989. С. 73—82.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 590 с.

Красная книга СССР. Т. 2. Растения. М., 1984. 480 с.

Криворотов С. Б. Лишайники и лишайниковые группировки Северо-Западного Кавказа и Предкавказья: Флористический и экологический анализ. Краснодар, 1997. 208 с.

Крылов П. Н. Материалы к флоре Пермской губернии. Вып. 3 // Тр. Общ-ва естествоисп. при Импер. Казанском Ун-те. Казань, 1882. Т. 11. Вып. 5. С. 1—41.

Куваев В. Б., Кожевникова А. Д., Гудошников С. В. и др. Растительный покров острова Сибирякова. Опыт комплексного флористического и геоботанического исследования. М., 1994. 139 с.

Макарова И. И., Перфильева В. И. К флоре лишайников северо-запада Якутии // Новости систематики низших растений. 1984. Т. 21. С. 150—160.

Макарова И. И., Перфильева В. И. К флоре лишайников Усть-Ленского заповедника // Водоросли, лишайники, грибы и мохообразные в заповедниках РСФСР: Сб. науч. тр. ЦНИИЛ Главохоты РСФСР. М., 1989. С. 53—59.

Макарова И. И., Перфильева В. И., Николин Е. Г. К флоре лишайников Новосибирских островов // Новости систематики низших растений. 1988. Т. 25. С. 127—134.

Макрый Т. В. Новые и редкие лишайники из Прибайкалья // Новые данные о фитогеографии Сибири. Новосибирск, 1981. С. 224—226.

Макрый Т. В. Лишайники Байкальского хребта. Новосибирск, 1990а. 199 с.

Макрый Т. В. Лишайники // Уникальные объекты живой природы бассейна Байкала. Новосибирск, 1990б. С. 34—49.

Макрый Т. В. Мезофильные реликты в лихенофлоре Прибайкалья // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Матер. 1-й Международ. науч.-практ. конф. (Барнаул, 26—28 ноября 2002 г.). Барнаул, 2002. С. 45—55.

Макрый Т. В., Лиштва А. В. Лишайники // Биота Витимского заповедника: флора. Новосибирск, 2005. С. 115—175.

Макрый Т. В., Стецура Н. Н. Дополнение к флоре лишайников Зейского заповедника (Амурская область) // Бюл. МОИП, Отд. биол. 1987. Т. 92. Вып. 1. С. 130—132.

Микулин А. Г. Новые для Камчатского полуострова виды лишайников // Новости систематики низших растений. 1987. Т. 24. С. 163—165.

Микулин А. Г. Лишайники // Грибы, лишайники, водоросли и мохообразные Комсомольского заповедника (Хабаровский край). Владивосток, 1989. С. 49—55.

Окснер А. М. Лишайники бассейну рік Індігірки, Яни Лени і Південного Прибайкалля. I. // Журн. Інституту ботаніки АН УРСР. 1939. № 23 (31). С. 117—139.

Окснер А. М. Матеріали для ліхенофлори Урала та прилеглих областей // Бот. журн. АН УССР. 1945. Т. 2. № 3—4. С. 217—147.

Окснер А. Н. Морфология, систематика и географическое распространение // Опредедитель лишайников СССР. Вып. 2. Л., 1974. 283 с.

Отнюкова Т. Н. К флоре лишайников и мхов низкогорной части Тоджинской котловины Республики Тыва // Ботанические исследования в Сибири. Вып. 8. Красноярск, 2000. С. 75—88.

Отнюкова Т. Н. К флоре лишайников заповедника «Столбы» // Тр. Государственного заповедника «Столбы». Вып. 17. Красноярск, 2001. С. 190—206.

Отнюкова Т. Н., Степанов Г. П. Стикта окаймленная // Красная книга Красноярского края: Растения и грибы. Красноярск, 2005. С. 301.

Отнюкова Т. Н., Степанов Г. П., Урбанавичюс Г. П. Стикта Райта // Там же. С. 302.

Отнюкова Т. Н., Степанов Г. П., Урбанавичюс Г. П. Стикта темно-бурая // Там же. С. 300.

Пийн Т. Х. Напочвенные лишайники окрестностей бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр) // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. С. 140—143.

Пуляев А. И., Добрыш А. А. К флоре лишайников юго-западной части острова Врангеля // Водоросли, лишайники, грибы и мохообразные в заповедниках РСФСР: Сб. науч. тр. ЦНИИЛ Главохоты РСФСР. М., 1989. С. 82—97.

Пыстина Т. Н. Лишайники лесов европейского Северо-Востока (подзоны южной и средней тайги). Екатеринбург, 2003. 239 с.

Пыстина Т. Н., Херманссон Я. Эпифитные лишайники на стволах *Populus tremula* L. в спелых осиновых лесах средней тайги // Биологическое разнообразие антропогенно трансформированных ландшафтов европейского Северо-Востока России. Сыктывкар, 1996. С. 109—119.

Пярн А., Трасс Х. Х. Эпифитные лишайники горных лесов хребта Хамар-Дабан (Прибайкалье) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 3. С. 358—368.

Рассадина К. А. Лихенологический очерк Байкальских берегов // Тр. БИН АН СССР. Сер. 2. Спор. раст. М.; Л., 1936. Т. 5. С. 171—304.

Седельникова Н. В. Реликты в лихенофлоре Горной Шории (Кузнецкое нагорье) // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 3. С. 363—370.

Седельникова Н. В. Новые и редкие для лихенофлоры Сибири виды лишайников с Алтая // Новое о флоре Сибири. Новосибирск, 1986. С. 77—86.

Седельникова Н. В. Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. Новосибирск, 1990. 174 с.

Седельникова Н. В. Лишайники // Флора и растительность Катунского заповедника. Новосибирск, 2001а. С. 228—277.

Седельникова Н. В. Лишайники Западного и Восточного Саяна. Новосибирск, 2001б. 189 с.

Селиванов А. Е. Лишайники заповедников «Басеги» и «Вишерский» (Пермская область) // Новости систематики низших растений. 2005. Т. 38. С. 285—302.

Скирина И. Ф. Лишайники западных склонов Среднего Сихотэ-Алиня: Препринт, Тихоокеанский ин-т географии ДВО АН СССР. Владивосток, 1987. 24 с.

Скирина И. Ф. Лишайники Сихотэ-Алинского биосферного района. Владивосток, 1995. 131 с.

Скирина И. Ф. Лишайники Приморского края и их использование для индикации окружающей среды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1998. 35 с.

Скирина И. Ф. Редкие и исчезающие лишайники Приморского края // IV Дальневост. конф. по заповед. делу. Владивосток, 20—24 сентября 1999 г.: Тез. докл. Владивосток, 1999. С. 144—145.

Скирина И. Ф. Лишайники Северного Сихотэ-Алиня // Бореальная лихенофлора. Лихеноиндикация: Программа и Тез. доклад. на 3-й Международ. лихенол. школе и симпоз. Екатеринбург, 2002. С. 54—55.

Скирина И. Ф. Лишайники заповедника «Бастак» (Еврейская автономная область) // Ботанические исследования в Азиатской России: Матер. XI съезда Русского ботанического общества. Барнаул, 2003. Т. 1. С. 189.

Скирина И. Ф. Лишайники // Флора, микобиота и растительность заповедника «Бастак». Владивосток, 2007. С. 209—260.

Скирина И. Ф., Княжева Л. А. Лишайники восточных склонов Среднего Сихотэ-Алиня: Препринт, Тихоокеанский ин-т географии ДВНЦ АН СССР. Владивосток, 1985. 41 с.

Скирина И. Ф., Княжева Л. А. Лишайники на рододендроне фори в лесах Среднего Сихотэ-Алиня // Сихотэ-Алинский биосферный район: фоновое состояние природных компонентов (Сб. науч. трудов). Владивосток, 1987. С. 40—44.

Урбанавичене И. Н., Урбанавичюс Г. П. Лишайники Байкальского заповедника (аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников. Вып. 68. М., 1998. 53 с.

Урбанавичюс Г. П., Урбанавичене И. Н. Новые и редкие виды лишайников для Бурятии из Байкальского заповедника // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Матер. III Междунар. науч.-практ. конф. (Барнаул, 25—27 октября 2004 г.). Барнаул, 2004а. С. 136—138.

Урбанавичюс Г. П., Урбанавичене И. Н. Лишайники // Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России. Вып. 3. Лишайники и мохообразные. М., 2004б. С. 5—235.

Фадеева М. А. Редкие виды лишайников Карелии: успехи изучения, проблемы охраны // Грибы в природных и антропогенных экосистемах. Тр. Междунар. конф., посвящ. 100-летию начала работы проф. А. С. Бондарцева в Ботан. ин-те им. В. Л. Комарова РАН (С.-Петербург, 24—28 апреля 2005 г.). Т. 2. СПб., 2005. С. 253—258.

Фадеева М. А., Голубкова Н. С., Витикайнен О., Ахти Т. Предварительный список лишайников Карелии и обитающих на них грибов. Петрозаводск, 1997. 100 с.

Херманссон Я., Пыстина Т. Н., Ове-Ларсон Б., Журбенко М. П. Лишайники и лихенофильные грибы Печоро-Илычского заповедника // Флора и фауна заповедников. Вып. 109. М., 2006. 76 с.

Чабаненко С. И. Лишайники // Флора, мико- и лихенобиота Лазовского заповедника. Владивосток, 1990. С. 167—191.

Чабаненко С. И. Лишайники Курильского заповедника (остров Кунашир) // Исследование растительного покрова российского Дальнего Востока: Тр. бот. садов ДВО РАН. Т. 1. Владивосток, 1999. С. 221—228.

Чабаненко С. И. Конспект флоры лишайников юга российского Дальнего Востока. Владивосток, 2002. 232 с.

Чабаненко С. И., Скирина И. Ф., Княжева Л. А. Список лишайников Приморского края и обитающих на них грибов. Южно-Сахалинск, 2002. 88 с.

Шкараба Е. М., Урбанавичюс Г. П., Селиванов А. Е. Редкие виды лишайников Пермского края, их статус и меры охраны // Флора лишайников России: состояние и перспективы исследований. Труды Международ. совещ., посвящ. 120-летию со дня рождения В. П. Савича. СПб., 2006. С. 317—321.

Aptroot A., Sparrius L. B., Lai M.-J. New Taiwan macrolichens // Mycotaxon. 2002. Vol. 84. P. 281—292.

Degelius G. Das Ozeanische Element der Strauch- und Laubflechtenflora von Skandinavien // Acta Phytogeogr. Suec. 1935. Vol. 7. 411 S.

Elix J. A., McCarthy P. M. Catalogue of the Lichens of the Smaller Pacific Islands // Bibl. Lichenol. 1998. 70. 361 p.

Goward T., McCune B., Meidinger D. The lichens of British Columbia, illustrated keys. Part 1. Foliose and Squamulose species. Victoria B. C., 1994. 181 p.

Harada H., Okamoto T., Yoshimura I. A checklist of lichens and lichen-allies of Japan // Lichenology. 2004. Vol. 2. N 2. P. 47—165.

Krog H. The Macrolichens of Alaska // Norsk Polarinst., skrifter N 144. Oslo, 1968. 180 p.

Nimis P. L. The Lichens of Italy. An annotated catalogue. Torino, 1993. 897 p.

Norrlin J. P. Flora Kareliae Onegensis. II. Lichenes // Medd. Soc. fauna et flora fennica. 1876. N 1. P. 1—46.

Nylander W. Lichenes Lapponiae orientalis // Notiz. Sällsk. pro fauna et flora fennici. 1866. Vol. 8. N 5. P. 101—192.

Purvis O. W., Coppins B. J., Hawksworth D. L. et al. The lichen flora of Great Britain and Ireland. London, 1992. 710 p.

Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tønsberg T., Vitikainen O. Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Göteborg, 2004. 359 p.

Sato M. Nouts on the lichen flora of Minami-Karahuto, or the Japanese Saghalien // Bull. Biogeogr. Soc. Japan. 1936. Vol. 6. N 11. P. 97—121.

Soukup J. Lista de liquenes del Peru // Biota. 1965. Vol. 6. P. 28—45.

Wainio E. A. Lichenes in Sibiria meridionali collecti // Acta Soc. pro fauna et flora Fennica. 1896. Vol. 13. N 6. P. 3—20.

Wainio E. A. Lichenes in Caucaso et in Peninsula Taurica annis 1884—1885 ab H. Lojka et M. a Déchy collecti // Természetrajzi Füzetek. 1899. Vol. 22. P. 271—343.

Wei J.-C. An enumeration of lichens in China. Beijing, 1991. 278 p.

Yoshimura I. Lichen flora of Japan in colour. Osaka, 1974. 349 p.

Zahlbruckner A. Catalogus lichenum universalis. Leipzig, 1925. T. 3. 899 p.

Zhurbenko M. Lichenes and lichenicolous fungi of the Northern Krasnoyarsk territory, Central Siberia // Mycotaxon. 1996. Vol. 58. P. 185—232.

SUMMARY

Taxonomical features, ecology and distriburion in both Russia and the world of eight species of *Sticta* (*S. arctica* Degel., *S. fuliginosa* (Dicks.) Ach., *S. insinuans* Nyl., *S. limbat*a (Sm.) Ach., *S. nylanderiana* Zahlbr., *S. sylvatica* (Huds.) Ach., *S. wrightii* Tuck., *S. yatabeana* Müll. Arg.) are discussed. Numerous indications of *S. nylanderiana* in Siberia, Urals and European Russia are found erroneous and to be assigned to *S. wrightti*. The one species (*S. arctica*) has restricted arctic Asian-North-American range and is recorded throughout the Asian Arctic and Kamchatka. *S. wrightii* has Holarctic Eurasian-North-American range and is widespread in Russia. *S. limbata*, *S. fuliginosa* and *S. sylvatica* have wide multiregional disjunctive distribution and occur sporadically in the mountains in the Southern Russia. Localities of *S. sylvatica* need specification. *S. nylanderiana*, *S. insinuans*, *S. yatabeana* have restricted East-Asian ranges, and are only recorded in the Southern Russian Far East. The Southern Russian Far East is the richest in *Sticta* species region in Russia. All the species except for *S. arctica* are subtropical, nemoral or atrocicularis relicts inhabiting special ecotopes, namely virgin dark coniferous mainly mountain-valley forests and rocks, destruction of which would eliminate *Sticta* species. A vailable facts indicate the drastic reduction of *S. wrightii* range in Russia and Eurasia.

УДК 582.29 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 2

© Г. П. Урбанавичюс

PHYSCONIA ROSSICA (*PHYSCIACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ЛИШАЙНИКА ИЗ РОССИИ

G. P. URBANAVICHUS. *PHYSCONIA ROSSICA* (*PHYSCIACEAE*), A NEW LICHEN SPECIES FROM RUSSIA

Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН
184209 Мурманская обл., Апатиты, ул. Ферсмана, 14а
E-mail: urban@aprec.ru

Поступила 13.02.2007
Окончательный вариант получен 04.06.2007

Описан новый вид лишайника *Physconia rossica* (*Physciaceae*) с Южного Урала. На основе изученного материала выявлено широкое распространение вида в пределах России — от Урала до Дальнего Востока. Приводятся описание вида, его отличия от близких видов и особенности экологии.

Ключевые слова: лишайник, новый вид, *Physconia rossica*, *Physciaceae*, Урал, Сибирь, Дальний Восток, Россия.

При обработке рода *Physconia* Poelt для Флоры лишайников России на Южном Урале были обнаружены образцы, четко отличающиеся от всех известных видов рода рядом признаков: практически полным отсутствием нижнего корового слоя и преимущественно простыми и почти всегда светлыми ризинами. На основании этого был описан новый вид.

Physconia rossica G. Urban. sp. nov.

Thallus foliaceus, orbicularis vel irregularis, diametro usque ad 2—4 cm, plus minusve laxe ad substratum adhaerens, superne griseus vel griseo-brunneus, pruinatus, sorediatus. Lobi longi et angusti, (0.5—)0.7—1.2(—1.5) mm lata, radiati vel imbricati, plus minusve plani; medulla albida. Soralia terminalia vel rarius marginala, labriformia. Subtus pallidus vel pallido-fuscus, non corticetum vel ad centrum partium corticetum; rhizinae paucae, simlices vel fasciculato-ramosi, glabrae vel erect-tomentose et parum squarroso-ramosi, pallidae vel pallido-fuscae. Stratum corticale superius scleroplectenchymatum, stratum corticale inferius prosoplectenchymatum (vide fig. 1—4).

Apothecia non visa.

Holotypus: Russia, Australis Ural Montins, Bashkortostan Respublic, Ishimbaj district, prope vicum Hazinovo, in valle fluminis Hazhinovskaja Shida, ad radices declivis australe lapidosum calcereum in ripa dextra, 223 m. s. m., ad muscis et solio lapides, 8 VI 2006, G. P. Urbanavichus 017 (LE, isotypus — H).

Affinitas. A *P. perisidiosa* (Erichsen) Moberg lobis brevioribus, subtus corticetum, ad centrum atri, rhizinae atri densi squarroso-ramosi, a *P. grisea* (Lam.) Poelt lobis latius, subtus corticetum, stratum corticale superius paraplectenchymatum differt.

Таллом листоватый, розетковидный, 2—4 см в диам., или неправильной формы, состоящий из нескольких слившихся талломов, более или менее рыхло прикрепленный к субстрату, соредиозный. Лопасти длинные, узкие, (0.5—)0.7—1.2(—1.5) мм шир., радиально расходящиеся, иногда перекрывающиеся, более или менее плоские. Соредии гранулярные, образуют губовидные сорали на концах лопастей. Верхняя поверхность лопастей серо-коричневая, матовая, с бело-

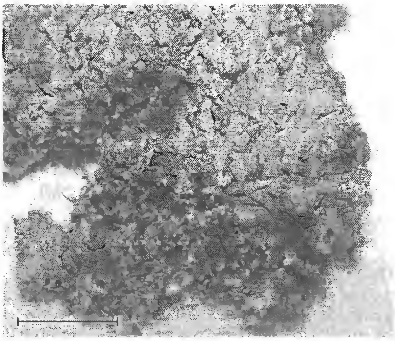


Рис. 1. Внешний вид таллома *Physconia rossica*.

Масштабная линейка — 5 мм.

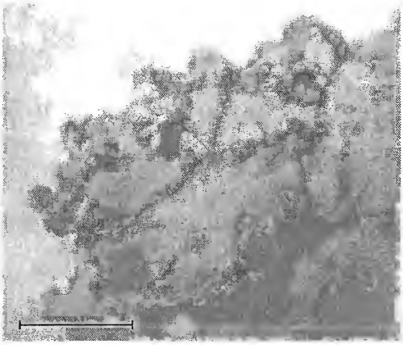


Рис. 2. Губовидные сорали *P. rossica*.

Масштабная линейка — 5 мм.

вато-сероватым налетом; нижняя — белая, светло-буроватая, с редкими простыми, гладкими, длинными, светлыми или иногда темноватыми ризинами, редко с темными и слабо ершисто-разветвленными. Верхний коровой слой склероплектенхимный; сердцевина беловатая, рыхлая, не четко отграничена от нижнего корового слоя, который на большей части нижней поверхности не развит, если развивается, то очень слабо и в центральной части таллома, параплектенхимный (рис. 1—4).

Апотеции не обнаружены.

Голотип: Россия, Южный Урал, Республика Башкортостан, Ишимбаевский р-н, окр. с. Хазиново, долина р. Хажиновская Шида, у подножия крутого склона южной экспозиции с выходами кальцийсодержащих горных пород, 223 м над ур. м., 53°24′25″ с. ш., 56°23′33″ в. д., на мхах и почве поверх камней. 8 VI 2006, Г. П. Урбанавичюс 017 (LE, изотип — H).

Родство. Близкий вид *P. perisidiosa* (Erichsen) Moberg отличается более короткими и широкими лопастями с черной нижней поверхностью и развитым коровым слоем, черными, густыми, ершисто-разветвленными ризинами (рис. 4), блестящей верхней поверхностью лопастей; *P. grisea* (Lam.) Poelt отличается паралектенхимным верхним коровым слоем и хорошо развитым коровым слоем на нижней поверхности лопастей.

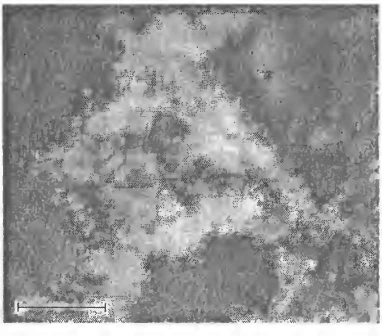


Рис. 3. Нижняя поверхность и ризины *P. rossica*.

Масштабная линейка — 1 мм.

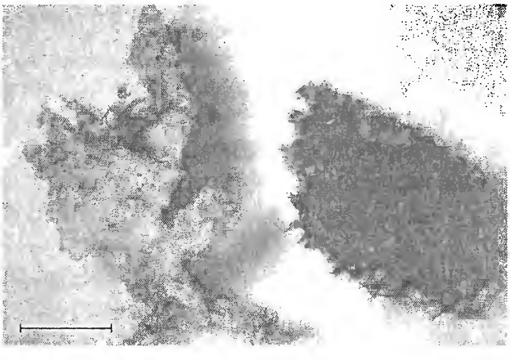


Рис. 4. Фрагменты нижней поверхности лопастей и ризины *P. rossica* (слева) и *P. perisidiosa* (справа).

Масштабная линейка — 0.5 мм.

Вместе с *P. rossica* произрастали следующие виды: *Anaptychia desertorum* (Rupr.) Poelt, *Collema cristatum* (L.) F. H. Wigg., *C. tenax* (Sw.) Ach. em. Degel., *Endocarpon* sp., *Peccania coralloides* (A. Massal.) A. Massal., *Phaeophyscia constipata* (Norrl. et Nyl.) Moberg, *Xanthoria* sp.

Изученные образцы: Средний Урал, Пермский край, Кишертский р-н (территория находится в пределах Предуральского краевого прогиба, частично относится к району островной Кунгурской лесостепи), правый берег р. Сылва, база Пермского государственного педагогического университета «Предуралье», камень Острый, 57°21′33″ с. ш., 57°10′ в. д., на замшелых карбонатных скалах вместе с *Collema* sp. 17 XI 2003, А. В. Мелехин 122600 (Гербарий Пермского педагогического университета, г. Пермь). Южный Урал, Республика Башкортостан, Ишимбаевский р-н, окр. с. Хазиново, 1.2 км на восток, склон восточной экспозиции с выходами известняка, вблизи входа в карстовую пещеру, 308 м над ур. м., 53°24′20″ с. ш., 56°23′30″ в. д., на замшелых скалах. 8 VI 2006, Г. П. Урбанавичюс 019 (H); там же, 1 км восточнее с. Хизиново, склон южной экспозиции, остепненные сообщества с ковылем, 370 м над ур. м., 53°24′18″ с. ш., 56°23′30″ в. д., на прослойке почвы поверх известняка вместе с *Melanelixia subargentifera* (Nyl.) O. Blanco et al., *Mycobilimbia* sp., *Phaeophyscia kairamoi* (Vain.) Moberg, *Phaeophyscia* sp., *Xanthoparmelia camschadalis* (Ach.) Hale, *Xanthoria* sp. 8 VI 2006, Г. П. Урбанавичюс 020 (H). Республика Бурятия: Джидинский р-н, Байкальский заповедник, южный макросклон хр. Хамар-Дабан, Хамар-Дабанское лесничество, левый берег р. Темник, примерно на полпути между реками Ср. и Ниж. Хандагайты, скалы южной экспозиции на берегу реки (около 8 м от воды), около 1050 м над ур. м., 51°08′15″ с. ш., 105°07′ в. д., на мхах в основании скал вместе с *Coccocarpia palmicola* (Spreng.) Arv. et D. J. Galloway, *Fuscopannaria praetermissa* (Nyl.) P. M. Jørg., *Heterodermia speciosa* (Wulfen) Trevis., *Leptogium asiaticum* P. M. Jørg., *L. burnetiae* C. W. Dodge, *L. cyanescens* (Rabenh.) Körb., *Lobaria retigera* (Bory) Trevis., *Nephroma parile* (Ach.) Ach., *Pannaria conoplea* (Ach.) Bory, *Phaeophyscia hispidula* (Ach.) Essl., *Pyxine sorediata* (Ach.) Mont., *Xanthoria ulophyllodes* Räsänen и др. 1 VIII 2002, Г. П. Урбанавичюс (Herb. Urbanavichus, s. n.); Курумканский р-н, Джергинский заповедник. Икатский хребет, нижнее течение р. Джирга, правый берег, известковые скалы у кордона «Джерга», на камнях с прослойкой мелкозема вместе с *Lepraria* sp., *Psora* sp., *Ramalina* sp., *Xanthoria* sp. 18 VI 1998, Т. М. Харпухаева (s. n.); там же, долина р. Баргузин, скалы на левом берегу, напротив о-ва Умхей, на растительных остатках эфедры и мхах вместе с *Lepraria* sp., *Phaeophyscia* sp., *Xanthoria* sp. 29 VI 2001, Т. М. Харпухаева (s. n.). Красноярский край, Таймырский автономный округ, плато Путорана, Путоранский заповедник, окр. оз. Аян, на почве в лесном поясе гор вместе с *Phaeophyscia* sp., *Xanthoria* sp. 31 VII 1984, М. П. Журбенко (LE, как *Physconia perisidiosa*); там же. 30 VII 1984, М. П. Журбенко L1519, L1520; 28 VIII 1984, М. П. Журбенко L1521; 7 VIII 1984, М. П. Журбенко L1522 (LE). Все образцы были раньше определены как *P. perisidiosa*. Красноярский край, заповедник «Столбы», западная окраина Восточного Саяна, долина р. Базаиха, скалы в окрестностях кордона «Инжул», примерно 55°50′ с. ш., 93°02′ в. д., на замшелых скалах вместе с *Phaeophyscia constipata*, *P. kairamoi*, *Leptogium lichenoides*, *Xanthoria* sp., Т. Н. Отнюкова (6 образцов, все без номера и даты сбора, ранее были определены как *Physconia grisea* или *P. perisidiosa*). Республика Саха (Якутия): Ленские столбы, около 165 км на юго-запад от г. Якутска, между поселками Синск и Тит-Ары, правый берег р. Лена, остепненный склон юго-западной экспозиции и с выходами кальцийсодержащих горных пород, 90—200 м над ур. м., 61°04′ с. ш., 127°29′ в. д., на замшелых камнях вместе с *Phaeophyscia constipata* и *Physconia muscigena* (Ach.) Poelt. 4 VII 1992, М. П. Журбенко 92527 (Herb. Zhurbenko); там же, лес в долине ручья, впадающего в р. Лена, в более влажных условиях, 90 м над ур. м., на замшелых камнях вместе с *Phaeophyscia constipata* и *Physconia muscigena*. 5 VII 1992, Журбенко 9261 (LE); Момский улус, 48 км на северо-северо-запад от пос. Тюбелях, правый берег р. Индигирки, лиственничный лес на скалистом берегу реки с кальцийсодержащими горными породами, в частично затененных условиях, 200—300 м над ур. м., 65°48′ с. ш., 142°53′ в. д., на замшелых камнях, 20 VII 1992, М. П. Журбенко 9264 (LE, dupl. CANL). Магаданская обл.: 10 км на восток от пос. Сусуман, остепненный склон южной экспозиции вдоль дороги Усть-Нера — Магадан, 650—700 м над ур. м., 62°50′ с. ш., 148°25′ в. д., на замшелых камнях. 26 VII 1992, М. П. Журбенко 9267 (Herb. Zhurbenko); перевал у станции 175 км по дороге Усть-Нера — Магадан, открытые каменистые поля на склоне, 900—950 м над ур. м., 60°35′ с. ш., 151°30′ в. д., на замшелых камнях. 28 VII 1992, М. П. Журбенко 92525 (LE).

На основании изученного материала можно сделать вывод о том, что описываемый вид широко распространен в пределах России — от западных предгорий Урала до Дальнего Востока (рис. 5). Вместе с *P. rossica* на замшелых камнях и скалах в большинстве местонахождений отмечены виды, распространенные преимущественно в горных регионах и предпочитающие экспонированные, хорошо прогревае-

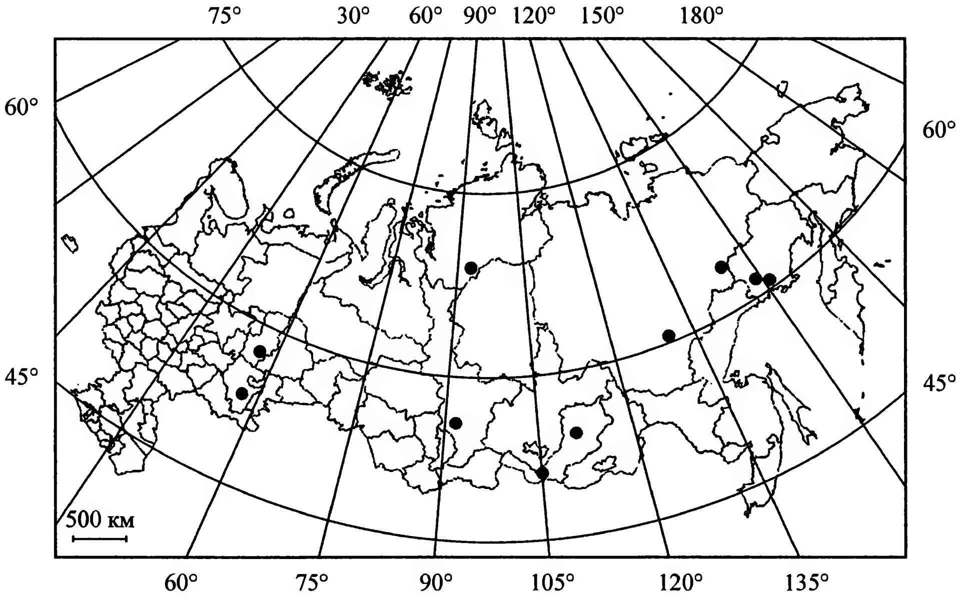


Рис. 5. Местонахождения *Physconia rossica* в России.

мые, более или менее открытые местообитания, подстилающие породы, часто с содержанием солей кальция.

Поскольку *P. rossica* оказался не редким видом, возникает вопрос — собирался ли ранее вид другими коллекторами и под каким названием мог указываться? Изучение материалов, хранящихся в LE и полученных от разных авторов, показало, что образцы, определяемые как *Physconia grisea* и *P. perisidiosa* из разных районов Сибири, на самом деле относятся к новому виду. Светлая нижняя поверхность лопастей, преимущественно светлые и простые ризины, являются признаками общими для *P. rossica* и *P. grisea*. В то же время эти виды хорошо различаются по строению верхнего корового слоя: склероплектенхимный у первого и параплектенхимный у второго вида. Различаются эти виды и распространением: первый имеет урало-сибирское, второй — более ограниченное европейско-средиземноморско-кавказское распространение.

Благодарности

Автор благодарит коллег, предоставивших гербарный материал из разных регионов России: М. П. Журбенко (С.-Петербург, БИН), Т. Н. Отнюкову (Красноярск, Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН), Т. Н. Харпухаеву (Улан-Удэ, Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН), А. Е. Селиванова (Пермский государственный педагогический университет).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-49467).

SUMMARY

The new species *Physconia rossica* G. Urban. (*Physciaceae*, *Lecanorales*) is described on the basis of material from Southern Ural Mountains, Russia. It resembles *P. perisidiosa*, but differs by completely white lower surface of lobes almost without a cortex, by narrower and longer lobes. It is close to *P. grisea*, the latter, however, having larger and broader lobes, paraplectenchymatous upper cortex and distinct lower cortex. The new species occurs commonly over mosses on soil and over rocks in more or less open areas. The new species is widely distributed in mountain areas of Siberia (Krasnoyarsk Territory — Putorana Plateau and Eastern Sajan; Republics of Sakha (Yakutia) and Buryatia), in the Far East (Magadan Region), in Ural Mountains (Republic of Bashkortostan), also on Russian Plain (Perm Region).

УДК 582.579.1 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 2

© Г. И. Родионенко

О СИСТЕМАТИКЕ И ФИЛОГЕНИИ «БЕЗБОРОДЫХ ИРИСОВ» (*IRIDACEAE*)

G. I. RODIONENKO. ON SYSTEMATICS AND PHYLOGENY OF «BEARDLESS IRISES» (*IRIDACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Ботанический сад
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 16.04.2007

Опираясь на результаты исследования, содержащиеся в книге «Род Ирис» (Родионенко, 1961; Rodionenko, 1987), обсуждаются структурные и биологические изменения, произошедшие в процессе длительной приспособительной эволюции у различных групп безбородых ирисов, отнесенных к 6 родам. Показан путь их исторических миграций и образования серии новых биоморф.
Ключевые слова: филогения, систематика, *Iris*, «безбородые ирисы», *Iridaceae*.

После публикации первого варианта новой системы типового рода сем. *Iridaceae* — рода *Iris* L. (Родионенко, 1961) ревизия системы рода была продолжена L. W. Lenz и W. Schulze. Lenz в 1972 г. восстановил монотипный род *Pardanthopsis* Hance (Lenz, 1972). Заметим, что автором настоящей статьи впервые (Родионенко, 1961) был обнаружен существенный признак, свидетельствующий о близком родстве между *Iris dichotoma* Pall. (=*Pardanthopsis dichotoma* (Pall.) Lenz) и *Belamcanda chinensis* (L.) DC.: у этих видов нектар не сливается в нектаротеку цветка, а выделяется особыми железками, расположенными на поверхности наружных долей околоцветника у их основания. Lenz успешно провел гибридизацию между этими видами и получил межродовой гибрид × *Pardancanda norrisii*, что явилось еще одним подтверждением наличия близкой генетической связи между этими родами.

При изучении живых растений *Iris lazica* Alboff я обратил внимание на наличие у цветков этого вида особой колонки, возникающей из срастающихся краями нитей тычинок вокруг основания нерассеченной части столбика (Родионенко, 1961). Этот признак и особенности строения пыльцевых зерен были использованы Schulze (1965) для обоснования нового рода *Siphonostylis*. С таким решением Schulze вполне можно согласиться, однако генетические связи рода *Siphonostylis* с остальными родами сем. *Iridaceae* до сих пор остаются неясными.

После длительного изучения видов рода *Iris* я пришел к твердому убеждению, что бородатые и гребенчатые ирисы не имеют близкого генетического родства с безбородыми ирисами. Это подтверждается и отсутствием межвидовых гибридов как в природе, так и при искусственном скрещивании. Однако имеется статья (McLeland, 1989), в которой сообщается о наличии гибридов между *Iris pallida* Lam. — представителем бородатых ирисов — и *I. vernal.* L., отнесенным к безбородым ирисам. Результаты этого эксперимента подвергали сомнению выдвинутое нами предположение, пока не было установлено, что *I. verna,* несмотря на отсутствие бородки на долях околоцветника, по совокупности остальных признаков является бесспорным представителем бородатых ирисов.

В. С. Шнеер (1990), исследуя ирисы на молекулярном уровне, также пришла к выводу, что бородатые ирисы серологически явно отличны от безбородых.

Ботаники XIX и начала XX в. — I. F. Tausch (1823), E. Spach (1846), J. G. Baker (1892), W. R. Dykes (1913) — в своих системах рода *Iris* группу видов, имеющих на наружных долях околоцветника вместо бородки гребневидный выступ, никогда не присоединяли к подлинно безбородым (группа *Apogon*) видам. G. H. Lawrence (1953) при ревизии системы рода *Iris* нарушил эту устоявшуюся правильную традицию, объединив гребенчатые ирисы (подсекция *Evansia* Benth.) с безбородыми ирисами (подсекция *Apogon* Benth.) в одной секции *Spathula* Tausch emend. Lawr. К сожалению, выдающийся знаток ирисов дикой флоры B. Mathew принял это ошибочное положение. В его системе рода *Iris* (Mathew, 1981) гребенчатые ирисы (секция *Lophiris* Tausch) также объединены с безбородыми ирисами (секция *Limniris*) в одном подроде *Lumniris* (Tausch) Spach.

Характеристику подлинно безбородых ирисов начнем с их проростковой фазы развития. Уже в этой фазе они четко делятся на 2 группы. Первая группа характеризуется проростком с длинным связником семядоли (рис. 1, *а*), вторая — с коротким (рис. 1, *б*—*г*). Виды с длинным связником семядоли формировались в процессе длительной приспособительной эволюции во влажных условиях обитания.

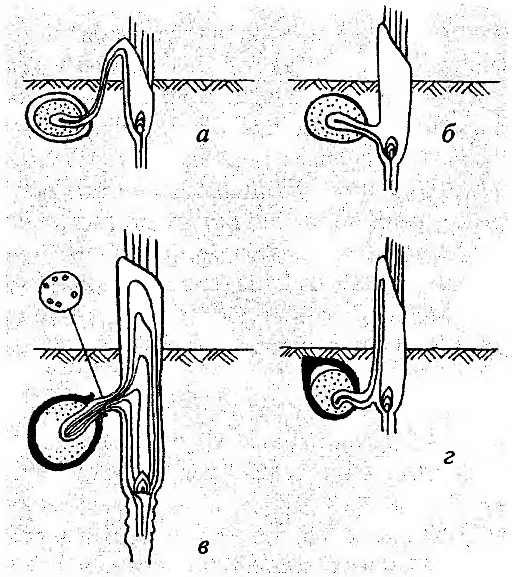


Рис. 1. Проростки ирисов.

а — *Limniris laevigata* (Fisch.) Rodionenko, *б* — *Xyridion spurium* (L.) Fourr., *в* — *Sclerosiphon songaricum* (Schrenk) Nevski, *г* — *Eremiris lactea* (Pall.) Rodionenko.

По совокупности признаков эта группа выделена в самостоятельный род *Limniris* (Tausch) Reichenb. emend. Rodionenko (Родионенко, 2007).

Проростки с коротким связником свойственны сухолюбивым безбородым ирисам. При вегетации в засушливых условиях проростковая фаза является наиболее уязвимой. Уменьшение длины связника обеспечивает более быстрый процесс передачи запасных питательных веществ из эндосперма семени к зачатку корневища.

Рассматривая филогению безбородых сухолюбивых ирисов, можно сказать, что они в процессе длительной приспособительной эволюции дали необычайно большое разнообразие структурно и биологически отличающихся друг от друга форм при сохранении сравнительно близкой степени родства между ними.

В поисках предковых форм сухолюбивых ирисов нам помогло открытие китайских ботаников Y. T. Zhao и X. J. Xue, описавших в 1980 г. *Iris anguifuga* Y. T. Zhao et X. J. Xue (Zhao, 1980). Этот вид сыграл решающую роль при создании филогенетической схемы сухолюбивых ирисов.

Существенным отличительным признаком *Iris anguifuga* является наличие на цветоносе только одной брактеи. Этот признак подчеркивает примитивность вида, поскольку защитную функцию для завязи такая брактея еще не выполняет достаточно эффективно. У всех остальных безбородых ирисов формируются 2—3 брактеи, надежно прикрывающие завязь. Лопасти столбика этого ириса, будучи плоскими, а не желобчатыми, как у видов рода *Iris* (s. l.), недостаточно защищают пыльники от дождя. К примитивным признакам можно отнести и отсутствие четко выраженной нектаротеки.

К сожалению, авторы описания *I. anguifuga* упустили один очень важный таксономический признак. Он проявляется в том, что нектар выделяется цветком не только в нектаротеку, но и выступает каплями на наружной поверхности трубки околоцветника (рис. 2). Этот признак можно обнаружить только при наблюдении за живыми растениями. К счастью, корневища этого редчайшего вида китайской флоры любезно прислал нам американский ботаник д-р J. W. Waddick. Однако вы-

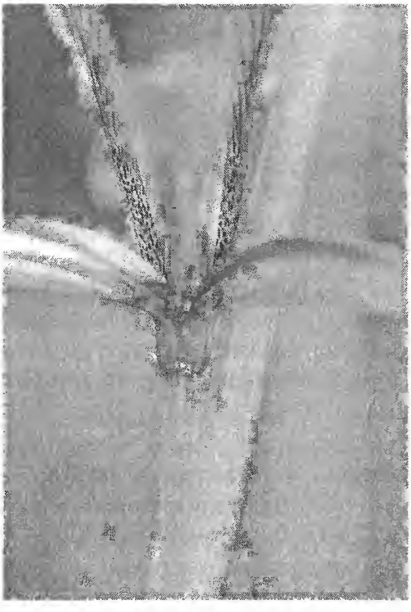


Рис. 2. Выделение нектара у *Ophioiris anguifuga* (Y. T. Zhao et X. J. Xue) Rodionenko.

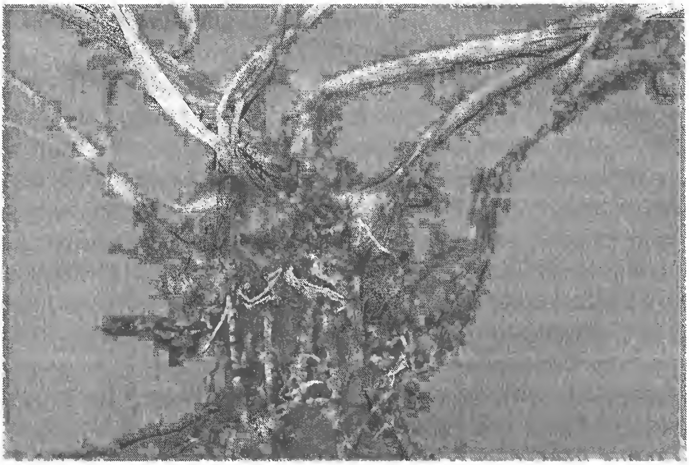


Рис. 3. Корневище *Ophioris anguifuga.*

растить этот вид в наших условиях оказалось весьма непросто, поскольку летом он впадает в состояние покоя, а вегетирует осенью и ранней весной.

Если в генеративной сфере *I. anguifuga* сохранились примитивные признаки, то этого нельзя сказать о его корневище, так как в этом органе видны черты эволюционной продвинутости: в конце вегетации его почки обретают луковицеобразную форму (рис. 3). Таким образом, *I. anguifuga* свойственна высокая степень гетеробатмии.

Перечисленные признаки позволяли выделить этот вид в самостоятельный монотипный род *Ophioiris* (Родионенко, 2004).

Ophioiris anguifuga (Y. T. Zhao et X. J. Xue) Rodionenko, названный мною «живым ископаемым», пролил свет на филогению большой группы видов, широко известных под именем «Спуриа ирисы» и относимых в настоящее время мною к роду *Xyridion* (Tausch) Fourr. (Родионенко, 2005). Представляется, что *O. anguifuga* является одной из предковых форм видов рода *Xyridion*. Существенный таксономический признак генетически сближает эти роды — древний тип нектаровыделения, свойственный как *O. anguifuga*, так и всем видам рода *Xyridion*.

В отличие от *Ophioiris anguifuga*, который остался в пределах своего исходного ареала, виды рода *Xyridion* в процессе древних миграций широко распространились по евразийскому континенту.

Анализируя структурные и биологические особенности видов рода *Xyridion*, в том числе и данные по структуре семенной кожуры, можно прийти к выводу, что *Xyridion nothum* (Bieb.) Klatt и *X. demetrii* (Achverd. et Mirzoeva) Rodionenko значительно старше остальных видов рода и, по-видимому, являются потомками более ранней миграционной волны. Из своего исходного ареала (Китая) их предки двинулись на запад мощным, но не единым потоком. Основной поток разделился на ряд ветвей.

Самая южная ветвь повернула к оз. Балхаш и, обойдя Тянь-Шань, вышла в Туркмению. В пределах этой южной ветви (назовем ее условно № 1) могли быть популяции *Xyridion halophilum* (Pall.) Klatt и *X. sogdianum* (Bunge) Nevski. Желтоцветковые формы *X. halophilum* дошли примерно до современной афгано-иранской границы, породив мелкоцветковую популяцию с ярко-золотистым цветком, обитающую в окрестностях г. Кушка.

Основной поток предковых форм рода *Xyridion* дошел до южных границ Уральского хребта. Северная его ветвь (№ 2) вошла в центральные регионы Западной Европы. Ее потомками могли стать *X. spurium* (L.) Fourr. и *X. maritimum* (Lam.) Rodionenko.

Ветвь № 3, обогнув южные отроги Уральского хребта, вышла к просторам Северного Кавказа. Здесь и сейчас по прибрежьям солоноватых водоемов встречаются бледно-желтоцветковые популяции *X. halophilum*. При дальнейшем движении популяции этой ветви на запад возникла ярко-золотисто-желтая, так называемая молдавская разновидность *X. halophilum*, в настоящее время хорошо представленная популяциями с берегов реки Когильник. Вероятно, популяции этой разновидности, достигнув Дарданелл и Босфора, проникли в Малую Азию, расселились по ее территории и могли стать прародителями *X. xanthospurium* (Mathew et Baytop) Rodionenko и *X. orientalis* (Mill.) Rodionenko.

Популяции самой мощной из ветвей (№ 4) заняли северное побережье Каспийского моря, предгорья Дагестана, юго-восточные районы Закавказья и значительные территории Турции и Ирана. Их потомки могли стать *X. pseudonothum* (Galushko) Rodionenko и *X. carthalinium* (Fomin) Rodionenko.

В результате миграций возникло два мощных вторичных центра формо- и видообразования рода *Xyridion*: европейский и кавказскомалоазиатский.

X. aureum (Lindl.) Klatt, согласно некоторым предположениям, является потомком одной из культурных форм, завезенной в Кашмир и там одичавшей.

В отношении *X. ludwigii* (Maxim.) Rodionenko и *X. ponticum* (Zapał.) Rodionenko ограничимся лишь одним замечанием. Эти виды характеризуются полной редукцией цветоноса, это явилось результатом воздействия слишком суровых условий обитания. Первый вид встречается в пустынных степях Казахстана и в настоящий момент находится на грани вымирания. Второй нашел для себя более благоприятные условия в предгорьях Кавказа и Карпат.

Отдельные популяции ветви № 2, продолжая свое движение на запад и достигнув Пиренейского п-ова, по-видимому, оказались в таких экстремальных ксерофильных условиях, в которых дальнейшее существование с сохранением корневищ оказалось невозможным. Это привело к рождению новой биоморфы, у которой произошла замена корневища на крупные, примитивно устроенные чешуйчатые луковицы. Так, по нашей гипотезе, могли возникнуть виды рода *Xiphium*.

От *Ophioiris anguifuga* или его ближайших, но, по-видимому, уже исчезнувших сородичей, возникло еще две ветви. Виды, входящие в них, несмотря на наличие сравнительно близкого родства, в результате длительной приспособительной эволюции обособились друг от друга в такой степени, что талантливый систематик С. А. Невский, изучавший флору Кугитанга в Туркмении, встретившись с ними в природе, справедливо отнес их к разным родам: *Sclerosiphon* Nevski и *Cryptobasis* Nevski (Невский, 1937).

Прежде чем перейти к характеристике каждого из родов, следует остановиться на весьма существенной особенности, свойственной видам обоих родов. Речь идет о дополнительной, защитной функции, выполняемой влагалищами их прикорневых листьев. К концу вегетации листовые пластинки обламываются на одном уровне, оставляя при корневищах пучки жестких влагалищ, обладающих повышенной прочностью. Эта так называемая «шубка» защищает корневище и почки, расположенные на нем, от низких зимних и слишком высоких летних температур и от суховеев.

У видов рода *Sclerosiphon* эволюция шла по пути отбора форм, обладающих более развитыми брактеями, которые надежно защищают нежные ткани завязи. Бла-

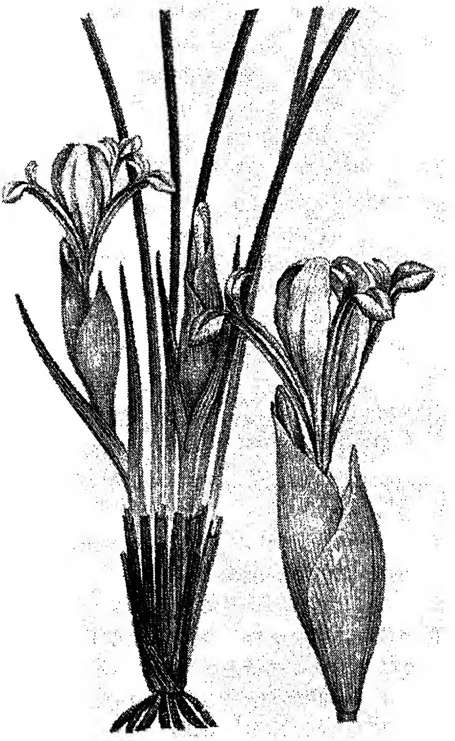


Рис. 4. *Sclerosciphon ventricosum* (Pall.) Rodionenko («Красная книга РСФСР». М., 1988 : 592).

годаря такому направлению эволюции виды *Sclerosiphon songaricum* (Schrenk) Nevski, *S. ventricosum* (Pall.) Rodionenko, *S. bungei* (Maxim.) Rodionenko смогли сохранить высокий цветоносный стебель. Два последних вида несут наиболее совершенно устроенные брактеи (рис. 4), а у *S. ventricosum* брактеи обладают помимо продольной еще и поперечной сетью сосудов.

При изучении проростковой фазы мне (Родионенко, 1961) удалось установить, что ткань лигулы, в донце которой развивается зачаток корневища, у видов рода *Sclerosiphon* в отличие от всех других безбородых сухолюбивых ирисов пронизана не одним, а шестью сосудистыми пучками (рис. 1, *в*), что повышает жизнестойкость проростков в сугубо засушливых условиях.

У видов рода *Cryptobasis* структурно-биологическая перестройка в процессе приспособительной эволюции пошла по иному пути. Цветоносный стебель претерпел полную редукцию, а цветок стал приподниматься над прикорневой «шубкой» благодаря развитию длинной трубки околоцветника. У видов этого рода «шубка» выполняет также функцию защиты завязи, скрытой в ней. Неясным оставалось, как созревшие семена покидают материнское растение, не застревая в волокнах этой шубки. Эта ботаническая загадка была разгадана знатоком высокогорной флоры Памира и Бадахшана С. С. Иконниковым (устное сообщение). Оказалось, что зрелая коробочка, разрываясь, способна подобно маленькой катапульте разбрасывать семена на расстояние 2—3 м от материнского растения.

Работа Е. В. Мавродиева и Ю. Е. Алексеева (2003), посвященная роду *Cryptobasis*, представляет большой интерес, так как в ней дается детально выполненный анализ вегетативной сферы *Cryptobasis tenuifolia* (Pall.) Nevski. Авторы, как мне кажется, разделяют гипотезу о том, что этот корневищный карликовый вид и близкий к нему *C. loczyi* (Kanitz) Ikonn. могли быть одними из прародителей мелколуковичных ирисов, отнесенных нами в 1961 г. к роду *Iridodictyum* Rodionenko. Особого внимания заслуживает их замечание о том, что у *C. tenuifolia* намечается рождение новой структуры листовой пластинки (вместо мечевидной), она начинает обретать трубчатость, свойственную листьям рода *Iridodictyum*.

В итоге многовековых миграций с востока Азии на запад какие-то из предковых форм рода *Cryptobasis* достигли юго-восточной части Средиземноморья, где столкнулись с совершенно иными почвенно-климатическими условиями. Здесь проявилась удивительная гибкость, свойственная им. По-видимому, благодаря интенсивно проходившим гибридизационно-мутационным процессам именно в этом районе могли возникнуть очаги рождения многочисленных новых форм. Большинство из них под влиянием естественного отбора гибло, но в этом активном процессе формообразования, конечно, возникли особи, способные успешно вегетировать и плодоносить в новых условиях. Они-то и могли стать родителями новых биоморф.

Этот путь эволюции предковых форм рода *Cryptobasis* был связан с кардинальным изменением их вегетативной сферы. Путь полной замены корневища на луковицу оказался для них эволюционно более прогрессивным. Доказательством этого положения является возникновение рода *Iridodictyum*, включающего в себя 8 видов и имеющего достаточно обширный ареал. Взамен корневища у видов этого рода возникли маленькие луковицы туникатного типа, т. е. более высокого класса, чем свободно чешуйчатые, свойственные видам рода *Xiphium*. Вместо пучка мечевидных листьев у видов рода *Iridodictyum* развивается 1—2 зеленых фотосинтезирующих листа округлой или четырехгранной формы, прикрытых снизу пленчатыми влагалищами недоразвитых листьев.

Обращает на себя внимание тот факт, что ксифиумы и иридодиктиумы как в природе, так и в культуре не вступают в гибридизационную связь с родительскими формами.

В процессе формирования луковичных биоморф могли возникать и промежуточные формы, обладающие достаточно высокой жизнестойкостью в новых условиях. Примером могут служить два близкородственных вида *Iris grant-duffii* Baker и *I. masia* Stapf ex Foster. Как пишет B. Mathew (1989), *I. masia* на ранних фазах онтогенеза имеет луковицу с прикрепленным к ней маленьким корневищем. На последующих стадиях онтогенеза корневище начинает доминировать. O. Cohen, изучавший в природе эти виды, отмечает, что они приспособились выживать в местах, которые могут заливаться водой зимой и полностью пересыхать летом (Cohen, 1997). Оба вида нуждаются в дальнейшем изучении для уточнения их таксономического положения.

В 1961 г. был обнаружен *Iris pamphylica* Hedge — представитель рода *Iridodictyum*. B. Mathew, исследовавший этот вид, в его вегетативной и генеративной сферах обнаружил ряд признаков, которые роднят его с *Iris masia* (Mathew, 1989).

Остается сказать еще об одной биоморфе — *Hermodactylus tuberosus* (L.) Mill. К. Линней этот странный вид описал под именем *Iris tuberosa* L. Его подземная часть вызывает недоумение: вместо нормально развитого корневища или луковицы у него формируются толстые клубневидные образования, напоминающие пальцы (рис. 5), отсюда и название рода. *Hermodactylus tuberosus* также произошел от корневищной формы, какой, сейчас сказать трудно, но, вероятно, родственной видам рода *Cryptobasis*.

Род *Hermodactylus* прежде многими систематиками искусственно отделялся от видов рода *Iris* (s. l.). К настоящему времени появились доказательства, сближающие его с родом *Iridodictyum*, а также с *Iris grant-duffii* и *I. masia*. «Исходя из анатомии листа, имеется мало оправдания в отделении *Hermodactylus* от *Hermodactyloides* (=*Iridodictyum*)» (Rudall, Mathew, 1993 : 75). В своем анализе семенной кожуры Т. И. Кравцова и Н. А. Жинкина (2007) также подтверждают наличие близкого родства между *Hermodactylus*, *Iridodictyum* и *Iris grant-duffii*. На родственную связь, существующую между этими биоморфами, указывают и исследования видов рода *Iris* (s. l.), выполненные на молекулярном уровне (Tillie et al., 2001).

Из всех сухолюбивых безбородых ирисов только у видов рода *Eremiris* — *E. lactea* (Pall.) Rodionenko и *E. oxypetala* (Bunge) Rodionenko — нет четко выраженного короткосвязникового проростка (рис. 1, *г*). Возможно, именно эта малозаметная черта является хоть и слабым, но все-таки в какой-то степени доказательством наличия генетических связей между видами этого рода и влаголюбивыми безбороды-

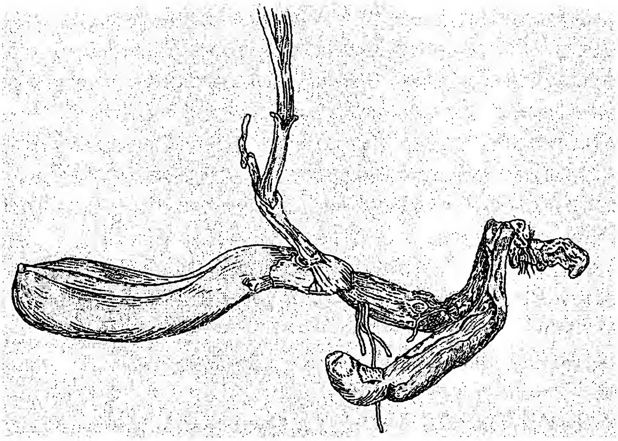


Рис. 5. *Hermodactylus tuberosus* (L.) Mill. (из Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Stuttgart, 1934. Bd 1 Abt. 3. S. 1168).

ми ирисами рода *Limniris*. И действительно, большому мастеру межвидовых скрещиваний Т. Tamberg (1989) удалось получить гибриды между *E. lactea* и представителем серии *Chrysographes* секции *Limniris* рода *Limniris*.

Вторым признаком, свидетельствующим об обособленности рода *Eremiris* от остальных безбородых ирисов, является особое строение семенной кожуры (Кравцова, Жинкина, 2007). Но большинство структурных и биологических признаков подтверждают генетическую близость видов рода *Eremiris* с видами рода *Xyridion*. Более подробно этот вопрос рассматривается в статье о роде *Eremiris* (Родионенко, 2006а).

По всей видимости, виды рода *Eremiris* имеют весьма солидный исторический возраст. В процессе приспособительной эволюции у эремирисов выработалась целая серия признаков, способствующих выживанию в засушливых условиях. Они могут успешно вегетировать даже на солончаковых почвах и на очень уплотненных грунтах. Большой знаток флоры Центральной Азии, Монголии и Китая В. И. Грубов назвал эти виды «солончаковыми ирисами» (Грубов, 1969). Добавим, что листьям эремирисов присуща высокая жаростойкость. Кроме того, только на их листовых пластинках нами были обнаружены сосочковидные выступы, функциональное назначение которых до их пор продолжает оставаться невыясненным.

Подводя итоги многолетнего исследования ирисов, следует подчеркнуть, что главной нашей целью было исключить из типового рода сем. *Iridaceae* — рода *Iris* — чуждые ему по природе своего происхождения таксоны. Наиболее сложной в таксономическом и интересной в эволюционном отношении оказалась группа сухолюбивых безбородых ирисов. В процессе длительной приспособительной эволюции она распалась на систему эволюционных ветвей. Виды каждой ветви, несмотря на наличие родственных связей, стали отличаться в структурно-биологическом отношении столь значительно, что это необходимо было отразить таксономически. При решении этой задачи я руководствовался мудрой концепцией В. Л. Комарова, который считал, что «разделение на роды лишь в исключительных случаях может отражать текущий эволюционный процесс. Как правило, оно относится к более далекому прошлому, является своеобразным памятником эволюционного процесса, уже законченного в главных своих чертах» (Комаров, 1934 : 8). В результате сем. *Iridaceae* пополнилось 6 родами, из которых 4 были восстановлены — *Limniris*, *Sclerosiphon* (Родионенко, 2006б), *Cryptobasis*, *Xyridion*, а два — *Eremiris* и *Ophioiris* — описаны как новые для науки (Родионенко, 2004, 2006а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грубов В. И. Критические заметки по таксономии и номенклатуре некоторых видов рода *Iris* L. флоры СССР // Новости систематики высших растений. Л., 1969. Т. 6. С. 29—37.

Комаров В. Л. Предисловие // Флора СССР. Л., 1934. Т. 1. С. 1—12.

Кравцова Т. И., *Жинкина Н. А.* Анатомические особенности семенной кожуры у некоторых видов рода *Iris* s. l. (*Iridaceae*) // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. Матер. Четвертой Междунар. конф. (5—8 июня 2007 г., г. С.-Петербург). СПб., 2007. С. 465—467.

Мавродиев Е. В., *Алексеев Ю. Е.* Морфолого-биологические особенности рода *Cryptobasis* (*Iridaceae*) в связи с его систематикой // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 10. С. 50—55.

Невский С. А. Материалы к флоре Кугитанга и его предгорий // Тр. Бот. ин-та АН СССР. М.; Л., 1937. Сер. 1. Вып. 4. С. 199—346.

Родионенко Г. И. Род Ирис — *Iris* L. М.; Л., 1961. 216 с.

Родионенко Г. И. *Ophioiris* — новый род семейства *Iridaceae* // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 8. С. 1359—1361.

Родионенко Г. И. О самостоятельности рода *Xyridion* (*Iridaceae*) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 1. С. 55—59.

Родионенко Г. И. *Eremiris* — новый род семейства *Iridaceae* // Бот. журн. 2006а. Т. 91. № 11. С. 1707—1712.

Родионенко Г. И. О самостоятельности рода *Sclerosiphon* (*Iridaceae*) // Бот. журн. 2006б. Т. 91. № 12. С. 1895—1898.

Родионенко Г. И. О самостоятельности рода *Limniris* (*Iridaceae*) // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 4. С. 547—554.

Шнеер В. С. Серотаксономическое изучение рода *Iris* (*Iridaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 6. С. 804—809.

Baker J. G. Handbook of the *Irideae*. London, 1892. 247 p.

Cohen O. Series *Syriacae* (Diels) Lawrence // A guide to species irises. Cambridge, 1997. P. 203—208.

Dykes W. R. The genus *Iris*. Cambridge, 1913. 245 p.

Lawrence G. H. M. A reclassification of the genus *Iris* // Gentes Herbarum. Ithaca. New York, 1953. Vol. 8. Fasc. 4. P. 346—371.

Lenz L. W. The status of *Pardanthopsis* // Aliso. 1972. Vol. 7. N 4. P. 401—403.

Mathew B. The *Iris*. London, 1981. 202 p.

Mathew B. A taxonomic revision of *Iris* subgenus *Hermodactyloides* (*Iridaceae*) // The Davis and Hedge Fetschrift: plant taxonomy, phytogeography and related subjects. Edinburgh, 1989. P. 81—109.

McLeland J. R. «Pal-verna» pogon — apogon hybrid? // Signa (Species Iris Group of North America). 1989. N 42. P. 1521.

Rodionenko G. I. The genus *Iris* L. London, 1987. 222 p.

Rudall P., *Mathew B.* Leaf anatomy of the bulbous irises // Bot. Jahrb. Syst. 1993. Bd 115. H 1. P. 63—76.

Schulze W. Siphonostylis, eine neue Gattung der *Iridaceae* // Österr. Bot. Zeitschr. 1965. Bd 112. H 3. S. 331—343.

Spach E. Revisio generis *Iris* // Ann. Sci. Nat. (Paris). 1846. Ser. 3. T. 5. P. 89—111.

Tamberg T. Hybrids involving Siberian irises // Signa (Species *Iris* Group of North America). 1989. N 42. P. 1527—1530.

Tausch I. F. Hort. Canalius seu Plantarum rariorum. Prágae, 1823. T. 1. 48 p.

Tillie N., *Chase M. W.*, *Hall T.* Molecular studies in the genus *Iris* L.: a preliminary study // Annali di botanica. n. s. 2001. Vol. 1. N 2. P. 105—112.

Zhao Y. T. Some notes of the genus *Iris* of China // Acta Phytotax. Sin. 1980. Vol. 18. N 1. P. 53—62.

SUMMARY

The paper is connected with the results of the investigation, which are contained in the book «The genus Iris» (by G. I. Rodionenko (1961, 1987)). Structural and biological changes arisen in the process of the long adaptive evolution in different groups of the beardless *Iris*, are characterized. The beardless Irises are attributed here to six genera. The directions of their historical migrations and creations of new biomorph series are shown.

УДК 582.751.42 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 2

© А. А. Светлова

НОВЫЙ ПОДРОД В РОДЕ *LINUM* (*LINACEAE*)

A. A. SVETLOVA. A NEW SUBGENUS OF THE GENUS *LINUM* (*LINACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: aas1980@mail.ru

Поступила 25.04.2007

L. catharticum включали прежде в секцию *Cathartolinum* (Reichenb.) Griseb. или в отдельный род *Cathartolinum* Reichenb. На основании морфологических и анатомических отличий от других представителей рода *Linum* этот вид выделяется в монотипный подрод *Cathartolinum* (Reichenb.) Svetlova.

Ключевые слова: *Linum*, *L. catharticum*, таксономия, новый подрод, анатомия семенной кожуры, перикарпий, ультраскульптура семян.

Род *Linum* L. является сложным и недостаточно изученным в систематическом отношении, насчитывающим свыше 200 видов, распространенных в умеренных и субтропических областях обоих полушарий. В последней крупной обработке рода *Linum* для «Флоры СССР» (Юзепчук, 1949) он был разделен на 9 неравнозначных по объему секций. Критически изучив виды этого рода на территории Северной Евразии (Россия и сопредельные государства в пределах бывшего СССР и Сев. Монголия), где встречаются представители всех секций рода *Linum*, мы выделили 10 секций, описав одну новую секцию *Tubilinum* Svetlova (Светлова, 2006), а некоторые секции (*Adenolinum* и *Syllinum*) разделили на подсекции (Светлова, 2005б, 2007). Тем не менее положение некоторых видов в системе рода остается недостаточно ясным. Это справедливо и для *L. catharticum* L., систематическое положение которого нуждается в уточнении.

Ранее *L. catharticum* рассматривался разными авторами в основном в составе монотипной секции *Cathartolinum* (Reichenb.) Griseb. рода *Linum* (Winkler, 1931; Nestler, 1933; Юзепчук, 1949; Davis, 1967; Ockendon, Walters, 1968; Rogers, 1984; Егорова, 1996). J. K. Small (1907 : 74), Н. Н. Цвелёв (1999 : 116) и А. Б. Шипунов (2006 : 348) относят *L. catharticum* в самостоятельный монотипный род *Cathartolinum* Reichenb. как *Cathartolinum catharticum* (L.) Small.

Род *Cathartolinum* был описан H. G. L. Reichenbach (1837), который разделил все известные льны на 2 большие надродовые группы — *Lineae genuinae* и *Macrolineae*, ранг которых он не обозначил. Эти группы различаются, по Reichenbach, в одном-единственном признаке — наличии или отсутствии прилистников (последние у льнов представлены в виде 2 железок в основании листьев).

В пределах каждой из этих 2 групп виды были разделены на 3 рода на основании особенностей строения рылец. В группу *Lineae genuinae* вошли виды из родов *Cathartolinum* Reichenb., *Linum* и *Adenolinum* Reichenb., в группу *Macrolineae* были включены виды родов *Linopsis* Reichenb., *Xantholinum* Reichenb. и *Macrolinum* Reichenb. Заметим, что протолог рода *Cathartolinum* Reichenb. включает в себя несколько видов разного родства (*L. catharticum*, *L. gallicum* L., *L. corymbulosum* Reichenb. и др.), т. е., в понимании Reichenbach, этот род не является монотипным (Reichenbach, 1837 : 306).

Рядом последующих авторов выделенные Reichenbach роды были приняты в ранге секций, которые вошли в систему рода *Linum*, и, кроме того, виды, включенные Reichenbach в род *Cathartolinum* наравне с *L. catharticum*, ими были отнесены в другие секции, например *L. gallicum* L. и *L. corymbulosum* Reichenb. — к секции *Linopsis* (Reichenb.) Engelm. Н. Н. Цвелёв (1999) отмечает, что *L. catharticum* следует выделить в самостоятельный род, так как он отличается от всех остальных видов рода *Linum* супротивно расположенными листьями, мелкими белыми цветками на длинных цветоножках и очень мелкими семенами.

Как показали данные S. M. Rogers (1963, 1984), D. J. Ockendon и S. M. Walters (1968), помимо *L. catharticum* супротивные листья характерны для многих представителей североамериканской секции *Linopsis*. У большинства видов этой секции (например, *L. bahamense* Northrop, *L. floridanum* (Planch.) Trel., *L. medium* (Planch.) Britton, *L. virginianum* L., *L. maritimum* L. и др.) несколько пар листьев у основания стебля имеют супротивное расположение, верхние — очередное, а у *L. striatum* Walter, *L. westii* Rogers, *L. mcvaughii* Rogers и *L. sulcatum* Riddell — все листья супротивные. Среди этих видов есть как многолетники, так и однолетники.

Надо отметить, что однолетники с супротивными листьями свойственны и другим родам сем. *Linaceae* DC. ex Perleb: *Radiola* L. и *Sclerolinon* Rogers (Юзепчук, 1949; Davis, 1967; Ockendon, Walters, 1968; Rogers, 1984; Егорова, 1996). Род *Radiola* характеризуется 4-членным цветком; у рода *Sclerolinon* цветок 5-членный, как у рода *Linum*, но пестиков и рылец от 2 до 3, а семян не 10, как у *Linum*, а 4—6. *L. catharticum*, как и все остальные исследованные представители рода *Linum*, имеет 5-членный цветок.

Ранее мы (Светлова, 2007), подобно другим авторам, относили *L. catharticum* к самостоятельной секции *Cathartolinum* (Reichenb). Griseb., однако по ряду морфологических и анатомических признаков этот вид четко обособлен от других представителей рода *Linum* и требует пересмотра его положения в системе рода.

С целью уточнения положения *L. catharticum* в системе рода нами проведено исследование ультраскульптуры его семян, анатомии семенной кожуры и перикарпия.

Материал и методика

Исследование основано на критическом изучении гербарного материала, хранящегося в Гербариях: Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), кафедры ботаники С.-Петербургского государственного университета (LECB), биологического и географического факультетов Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW, MWG), Московского педагогического государственного университета (MOSP), Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН (MHA, Москва), кафедры ботаники Южного федерального университета (RV, Ростов-на-Дону), Ботанического сада Южного федерального университета (RWBG, Ростов-на-Дону), Института ботаники им. Н. Г. Холодного (KW, Киев), Никитского ботанического сада (YALT, Ялта), Таврического государственного университета им. В. И. Вернадского (SIMF, Симферополь) и Крымского аграрного университета (CSAU, Симферополь). Работа выполнена с использованием классических морфолого-географического и сравнительно-анатомического методов и литературных палинологических и кариологических данных.

Впервые было изучено анатомическое строение перикарпия *L. catharticum*. Материалом для исследования служил свежий материал, собранный во время экспедиций по Ленинградской обл. в июле—августе 2005 г.

Исследованные образцы перикарпия *Linum catharticum*

Ленинградская обл.: С.-Петербург, ж.-д. платформа Университет, газоны у зданий факультетов, 19 VII 2005, Л. И. Крупкина; ст. Пудость, влажный луг у р. Ижора, 20 VII 2005, она же; д. Боур, Ижоры, 18 VIII 2005, Г. Ю. Конечная.

Для исследования перикарпия материал фиксировали в 40°-м спирте. Поперечные срезы перикарпия помещали в глицерин и окрашивали сафронином. Срезы делали в количестве 5—10 (в 3 повторностях) и изучали под световым микроскопом Carl Zeiss Photomicroscope III и Carl Zeiss Axiostar plus. Фотографии препаратов сделаны с помощью цифровой фотокамеры Casio QV-2300UX и Nikon D70. При описании коробочек и поперечных срезов перикарпия нами применялась общепринятая терминология (Левина, 1987; Меликян, Девятов, 2001).

Макроморфологию семян исследовали с помощью бинокуляра МБС-2. Размеры определяли у 10—15 семян каждого вида из разных местонахождений.

Впервые была изучена ультраскульптура семян и анатомия семенной кожуры *L. catharticum*. Материалом для исследования служили сухие зрелые семена, взятые с гербарных образцов. Для исследования ультраскульптуры и анатомического строения семенной кожуры материал брали с 2—3 экземпляров каждого вида в количестве 8—10 зрелых семян с каждого экземпляра из разных коробочек.

Исследованные образцы семян *L. catharticum*

Черниговская губерния, Суражский уезд, Кузнецкое озеро, 6 VII 1913, М. Г. Попов; Псковская обл., Куньинский р-н, в 30 км на юг от пос. Кунья, д. Рожново, луг на берегу р. Усвяча близ ее впадения в оз. Ордосно, 16 VI 1998, Г. Ю. Конечная, А. О. Хааре; там же, Невельский р-н, окр. д. Осовик, в 26 км на юго-восток от Пустошки, сухой луг у оз. Долысское, 12 VII 2002, П. Г. Ефимов, Г. Ю. Конечная.

Сравнительное исследование ультраскульптуры семян проводили при помощи сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) марки JEOL JSM-35C. Предварительную обработку материала проводили по стандартной методике с напылением золотом в вакуумной установке. Исследование анатомии семян проводилось с помощью светового и трансмиссионного электронного микроскопов. Семена фиксировали по общепринятой методике, используемой для исследования растительных объектов с помощью трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ) (Быкова, Яковлева, 1991; Яковлева, Кравцова, 1999; Яковлева и др., 2002; Светлова, Яковлева, 2006). Полутонкие поперечные срезы семенной кожуры (1 мкм толщ.) получали с помощью ультрамикротома Reichert и окрашивали их 1%-м раствором толуидинового синего на боратном буфере. Полутонкие срезы рассматривали под световым микроскопом Carl Zeiss Photomicroscope III. Фотографии препаратов сделаны с помощью цифровой фотокамеры Casio QV-2300UX. При описании поперечных срезов семенной кожуры применялась терминология, использованная в 6-м томе сводки «Сравнительная анатомия семян» (2000), за единственным исключением: термин «слой поперечных клеток» мы обозначили как «слой паренхимных клеток».

Для получения ультратонких срезов брали те же блоки, которые использовались для получения полутонких срезов. Ультратонкие срезы (30 нм толщ.) получали на ультрамикротоме Ultracut E. Просмотр материала и фотографирование срезов проводили с помощью электронного микроскопа Tesla BS-500.

Результаты исследования и обсуждение

L. catharticum — однолетние, редко малолетние растения 3—15(20) см выс., с одиночными, прямостоячими или приподнимающимися, негусто облиственными побегами, ветвящимися в верхней трети или от основания, с мелкими, 0.5—

1.2 см дл., 2—3(3.5) мм шир., супротивными, обратнояйцевидными, продолговатыми или узкоэллиптическими листьями и с белыми гомостильными цветками, 5—5.5 мм дл.

Как уже было отмечено выше, супротивные листья встречаются также у представителей североамериканской секции *Linopsis* (Rogers, 1963, 1984). Как показали наши данные, на территории Северной Евразии супротивные листья характерны только для *L. catharticum*. Гомостильные цветки обнаружены нами и у некоторых других представителей рода *Linum* (например, у *L. stelleroides* Planch., *L. nodiflorum* L., *L. corymbulosum*, *L. usitatissimum* L. и др.). В большинстве случаев гомостильные виды представлены однолетними растениями. Белые цветки также встречаются у других представителей этого рода, например у *L. stelleroides*. *L. catharticum* отличается от других видов рода *Linum* наличием цветков самого маленького размера.

По нашим данным, коробочки видов рода *Linum* 2.5—7(8) мм дл., 1.5(2)—6(7) мм шир., шаровидной, сплюснуто-шаровидной, шаровидно-яйцевидной или эллиптической формы, как правило голые, реже опушенные. На поперечных срезах они округлые (табл. I, *1*) или в виде многогранника (табл. I, *2*, *3*) и имеют общий план строения: разделены перегородками на 5 гнезд, в каждом из которых развивается по 2 семени (табл. I, *1*, *2*, *3*). В каждом гнезде семена разделены ложной перегородкой. Все перегородки у исследованных видов опушены более или менее длинными простыми волосками. Особенно густо покрыты волосками короткие ложные перегородки.

Перикарпий исследованных видов рода *Linum* имеет сходное строение и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий (табл. I, *4*). Экзокарпий состоит из 1 ряда клеток с утолщенными оболочками; форма этих клеток у разных видов варьирует от округлой до прямоугольной. Мезокарпий образован 3—5 рядами округлых тонкостенных клеток. Эндокарпий однорядный, состоит из клеток с утолщенными оболочками; форма этих клеток у разных видов варьирует от округлой до прямоугольной.

Коробочки *L. catharticum* 2.5—3 мм дл., 1.5—2 мм шир., на поперечном срезе 5-гранные (табл. I, *3*). Следует отметить, что такая форма коробочек на срезе характерна только для этого вида. У остальных исследованных представителей рода *Linum* коробочки на поперечном срезе округлые (табл. I, *1*) или 10-гранные (табл. I, *2*). Близкие к *L. catharticum* размеры коробочек имеют *L. trigynum* L. (1.8—2 мм дл., 1.8—2 мм шир.) и *L. corymbulosum* (2.5—3 мм дл., 2.5—3 мм шир.) из секции *Linopsis*. У других исследованных представителей рода *Linum* коробочки, как правило, крупнее.

Перикарпий *L. catharticum* (табл. I, *4*) имеет типичное для исследованных видов рода *Linum* строение. Как и у других видов, у *L. catharticum* в коробочках развивается 10 семян, по 2 в каждом гнезде.

Таким образом, наши данные показали, что по размерам коробочек, общему плану их строения и строению перикарпия *L. catharticum* не обнаруживает существенных отличий от других исследованных видов рода *Linum*.

Семена *L. catharticum* 1—1.5 мм дл., 0.5 мм шир., латерально сжатые, обратнояйцевидные, в поперечном сечении эллиптические, темно-коричневые, блестящие. Близкие размеры семян имеют *L. trigynum* (1.1—1.2 мм дл., 0.2—0.5 мм шир.) и *L. corymbulosum* (1.4—1.7 мм дл., 0.5—0.6 мм шир.) из секции *Linopsis*, т. е. отграничивать *L. catharticum* по этому признаку также нельзя.

Ультраскульптура семени *L. catharticum*, как и у других исследованных видов рода *Linum*, мелкосетчатая (табл. I, *6*) (Светлова, 2005а, 2005б, 2006). Рубчик имеет округлую форму (табл. I, *5*). Следует отметить, что рубчик такой формы обнаружен нами еще только у *L. perenne* из секции *Adenolinum* (Светлова, 2005а). Большинство других изученных видов имеют рубчик эллиптической формы и различаются только по форме клеток рубчика (Светлова, 2005а).

Семенная кожура изученных нами видов рода на поперечных срезах имеет сходный план строения (табл. II, *1а*, *1б*, *2*) (Светлова, 2005а, 2006; Светлова, Яковлева, 2006). В ней различаются два слоя: теста и тегмен. Теста состоит из двух рядов клеток: экзотесты и эндотесты, а тегмен — из трех: экзотегмен, слой облитерированных паренхимных клеток и пигментный слой (содержит флабофены, которые определяют окраску семян).

На поперечных срезах слизесодержащие клетки экзотесты *L. catharticum* неправильной прямоугольной формы, более или менее равные по длине, вытянутые в тангентальном направлении; слоев в слизи не выявлено (табл. II, *1*). Как правило, на поперечном срезе одного и того же семени имеются 2 типа слизесодержащих клеток экзотесты. Следует отметить, что 2 типа клеток наблюдалось еще только у *L. ucranicum* из секции *Syllinum* (Светлова, 2006; Светлова, Яковлева, 2006). Одни клетки экзотесты *L. catharticum* характеризуются большими размерами (14.2 мкм в высоту), хорошо выраженным протопластом и незначительным количеством слизи (табл. II, *1б*). Другие клетки имеют более мелкие размеры (4.1 мкм в высоту), смятый протопласт и достаточно тонкий (в сравнении с другими исследованными видами рода) слой слизи (табл. II, *1а*). Следует отметить, что у *L. catharticum* протопласт занимает бóльшую часть слизесодержащей клетки. У большинства исследованных видов рода *Linum* протопласт очень сильно смят и бóльшую часть клетки занимает слизь (Светлова, Яковлева, 2006). Также отличается этот вид и самым незначительным количеством слизи в экзотесте, у всех остальных видов слизи значительно больше. Наружная периклинальная клеточная стенка слизесодержащих клеток экзотесты *L. catharticum* на поперечных срезах тонкая, снаружи покрыта тонкой кутикулой, а изнутри более или менее гладкая (табл. II, *4*) и не образует выростов внутрь клетки, что характерно и для некоторых других представителей рода *Linum* (табл. II, *5*) (Светлова, Яковлева, 2006).

Клетки экзотегмена *L. catharticum* (табл. II, *1а*, *1б*) составляют больше половины толщины семенной кожуры. Они прямоугольной формы, сильно вытянуты в радиальном направлении, имеют большую полость и неравные по толщине стенки (у внутренней периклинальной и антиклинальных стенок утолщение сильнее, чем у наружной периклинальной), иногда расположены в 2 ряда. Однако у *L. ucranicum* из секции *Syllinum* (Светлова, 2006; Светлова, Яковлева, 2006) экзотегмен также состоит из 1—2 нечетко выраженных рядов клеток, но они другой формы, и этот слой составляет только половину толщины семенной кожуры *L. ucranicum*.

Таким образом, наши исследования показали, что *L. catharticum* отличается от большинства представителей рода мелкими коробочками, их очертаниями на поперечном срезе (5-гранными, а не округлыми или 10-гранными), наличием рубчика округлой формы, наличием 2 типов мелких слизесодержащих клеток экзотесты с довольно тонким (в сравнении с другими исследованными видами рода) слоем слизи, а также очень крупными клетками экзотегмена, которые иногда расположены в 2 ряда и имеют неравные по толщине стенки. Клетки экзотегмена занимают почти всю толщину семенной кожуры (табл. II, *1а*, *1б*). Такого толстого экзотегмена нет больше ни у одного из исследованных представителей рода *Linum* (табл. II, *3*). По анатомическому строению коробочек, перикарпия и по ультраскульптуре семян *L. catharticum* не отличается или незначительно отличается от других видов рода *Linum*.

L. catharticum имеет самое маленькое число хромосом в роде — 2n = 16. Такое же число хромосом обнаружено у *L. hirsutum* L. из секции *Dasylinum* (Planch.) Juz. (Большева и др., 2005) и *L. grandiflorum* Desf. из секции *Linum* (Muravenko et al., 2001).

По данным S. I. Saad (1961а, 1961б), пыльцевые зерна *L. catharticum* имеют узкие вытянутые борозды. Такой же тип борозд характерен для *L. hirsutum* и *L. lanuginosum* Juz. (=*L. hirsutum* subsp. *lanuginosum* (Juz.) T. V. Egorova) из секции *Dasylinum*, *L. komarovii* Juz. и *L. macrorhizum* Juz. из секции *Adenolinum* (Reichenb.) Juz., *L. nodiflorum* из секции *Tubilinum* Svetlova, *L. strictum* L. и *L. tenuifolium* L. из секции *Linopsis* и *L. usitatissimum* из секции *Linum* (Saad, 1961а, 1961б). Вместе с тем *L. catharticum* характеризуется уникальной структурой экзины (тонкопокровная «палочковая» экзина) пыльцевых зерен, состоящей из одинаковых по размеру и диаметру столбиков цилиндрической формы (Saad, 1961а, 1961б; Мороз, Цимбалюк, 2005).

Таким образом, наши исследования показали, что *L. catharticum*, включаемый нами ранее (Светлова, 2007) в монотипную секцию *Cathartolinum*, по ряду морфологических, анатомических и палинологических признаков обособлен от остальных представителей рода *Linum*, но уровень этих отличий не является достаточно существенным для выделения названного вида в отдельный род. Совокупность приведенных выше отличительных морфологических, анатомических и палинологических признаков *L. catharticum* дает основания для выделения этого вида в отдельный подрод.

Linum L. subgen. Cathartolinum (Reichenb.) Svetlova comb. et subgen. nov. — *Cathartolinum* Reichenb., 1837, Handb. Nat. Pflanzensyst.: 306, 307, p. p. — *Linum* sect. *Cathartolinum* (Reichenb.) Griseb., 1843, Spicil. Fl. Rumel. 1 : 118; Юз., 1949, во Фл. СССР 14 : 127, cum auct. sect. Reichenb.; Ockendon a. Walters, 1968, in Fl. Europ. 2 : 210; Т. В. Егорова, 1996, во Фл. Вост. Евр. 9 : 359; она же, 2000, Бот. журн. 85, 7 : 173. — *L.* subgen. *Linastrum* Planch. ser. *Cathartolinum* (Reichenb.) Planch., 1847, Lond. Journ. Bot. 6 : 598.

Plantae annuae, rare pauciennes. Folia opposita. Flores albi, homostyli, 5—5.5 mm lg. Capsulae 2.5—3 mm lg., 1.5—2 mm lt. — Subgenus monotypicus.

Lectotypus (лектотип) (Светлова, hic designatus): *L. catharticum* L.

Однолетние, редко малолетние растения. Листья супротивные. Цветки белые, гомостильные, 5—5.5 мм дл. Коробочки 2.5—3 мм дл., 1.5—2 мм шир. — Монотипный подрод.

Примечание. H. G. L. Reichenbach (1837 : 306) в род *Cathartolinum* наряду с *L. catharticum* включил несколько видов (*L. gallicum* L., *L. corymbulosum* Reichenb. и др.), но ни один из них не был обозначен им в качестве типа. В связи с этим для принимаемого нами подрода *Cathartolinum* (Reichenb.) Svetlova, являющегося монотипным, представленным единственным видом *L. catharticum*, последний следует рассматривать в качестве лектотипа.

L. catharticum L., 1753, Sp. Pl.: 281; Planch., 1848, Lond. Journ. Bot. 7 : 185; Юз., 1949, во Фл. СССР 14 : 127; Гроссг., 1949, Опред. раст. Кавк.: 170; Доброч., 1955, во Фл. УРСР 7 : 63; она же, 1965, в Визн. росл. Укр.: 433; она же, 1987, в Опред. высш. раст. Укр.: 216; Сахок., 1962, в Гроссг., Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 35; P. H. Davis, 1967, Fl. Turk. 2 : 449; Ockendon a. Walters, 1968, in Fl. Europ. 2 : 210; Косенко, 1970, Опред. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк.: 212; Чернова, 1972, в Опред. высш. раст. Крыма: 291; Т. В. Егорова, 1973, во Фл. Арм. 6 : 194; она же, 1996, во Фл. Вост. Евр. 9 : 359; она же, 2000, Бот. журн. 85, 7 : 173; Rech. f., 1974, Fl. Iran. 106 : 18; Мартыненко, 1976, во Фл. Сев.-Вост. европ. части СССР 3 : 187, рис. 287; Барбарич, 1977, в Визн. росл. Укр. Карп.: 184; Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавк. 2 : 187; Зозулин, 1984, во Фл. Нижн. Дона 1 : 227; Гуфранова, 1989, в Опред. высш. раст. Башкир. АССР: 120; Чер., 1995, Сосуд. раст. Росс. и сопред. гос.: 593; Губанов и др., 1995, Опред. сосуд. раст. центра Европ. Росс., изд. 2 : 347, рис. 248; Каск и др., 1996, во Фл. Балт. Респ. 2 : 169; Овеснов, 1997, Консп. Фл. Пермск. обл.: 159; Karlsson, 1997, Svensk Bot. Tidskr. 91, 5 : 333; Laine, 1998, in Retkeilykasvio: 302; Куликов, 1998, Бот. журн. 83, 12 : 142; он же, 2005, Консп. Фл. Челябинск. обл.: 257; Mosyakin a. Fedor., 1999, Vasc. Pl. Ukr. Nomencl. checklist: 246; Sharifnia a. Assadi, 2001, in Fl. Iran, fam. 34 : 41; Науменко, 2002, в Красн. книге Курганск. обл.: 324; Доронькин, 2003, во Фл. Сиб. 14 : 72; О. Д. Никиф., 2005, Консп. Фл. Сиб.: 157. — *Cathartolinum pratense* Reichenb., 1837, Handb. Nat. Pflanzensyst.: 307, nom. illeg. — *Cathartolinum catharticum* (L.) Small, 1907, North Amer. Fl. 25 : 74; Цвелёв, 1999, Бот. журн. 84, 7 : 116; Шипунов, 2006, в Маевский, Фл. средн. полосы европ. части Росс., изд. 10 : 348.

Описан из Северной Европы («Habitat in Europae septentrionalis pascuis succulentis»). Lectotypus (Rogers, 1963 : 108, «typus»): Herb. Linn. N 396.37 (LINN, photo LE!).

На лугах, известняковых склонах, лесных полянах и опушках, в зарослях кустарников, иногда у дорог. — *Россия. Европейская часть*: Кар.-Мурм. (юг), Дв.-Печ. (зап.), Лад.-Ильм. (Ленинградская, Псковская и Новгородская области), Верх.-Днепр. (Смоленская и Брянская области), Верх.-Волж. (Тверская, Калужская, Владимирская и Московская области), Волж.-Кам. (Костромская и Челябинская области, Пермский край), Волж.-Дон. (Тульская, Рязанская, Орловская, Тамбовская, Пензенская, Курская, Липецкая, Воронежская области и Нижегородская обл., окр. г. Арзамас), Нижн.-Дон. (Ростовская обл.: сев. — Боковский р-н, хутор Свиридов, левый берег р. Чир), Заволж. (Южн. Урал; Белебеевский кантон); *Кавказ*: Зап. Кавк. (Бело-Лаб., Уруп-Теб.: окр. г. Черкесск; В. Куб.: Теберда), Центр. Кавк. (В. Кум., Малк.: Нальчик и Бечоский перевал; В. Тер.: близ Владикавказа и Ларс), Вост. Кавк. (Ассо-Арг., В. Сулак.: Гуниб и Гергебильский р-н (долина Казикумухского Койсу), Ман.-Самур.); *Зап. Сибирь* (Верх.-Тоб.: Курганская обл., Варгашинский р-н, в левобережной пойме р. Суерь (правого притока р. Тобол) между селами Шастово и Секисово). — **Вост. Европа.** *Эстония* (Хаапсамукский р-н, Матсалукский заповедник, п-ов Пуйзе); *Латвия* (Лиепайский, Талсинский районы, Мадонский р-н, окр. Кемери, Кандавский р-н, Сабиле); *Литва* (Вильнюсская обл.); *Белоруссия*: Могилевская, Брестская и Минская области; *Украина*: Карп. (Львовская, Закарпатская, Ивано-Франковская и Черновицкая области), Днепр. (Волынская, Ровенская, Тернопольская, Хмельницкая, Винницкая, Киевская, Черниговская, Сумская, Полтавская и Харьковская области); Крым (юг: перевал Приветное, Чатырдаг, с. Соколиное, между Счастливым и Лесниковским, Коккоды, берег р. Большая Бурульча, Долгоруковская яйла, с. Генеральское, Ялтинская яйла, Биюк-Узенбаш, Ай-Васильская яйла, окр. Орианды, Гурзуфское седло). — **Кавказ.** *Грузия*: Зап. Закавк. (Абх., Инг.-Рион.: Сванетия), Центр. Закавк. (Карт.-Ю. Ос.); *Армения*: Южн. Закавк. (Севан); *Азербайджан*: Вост. Кавк. (Кубин.: Кусарский р-н). — Общее распр.: Сканд.; Атл., Сев., Центр., Южн. и Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция, Иран); Сев. Америка; Сев.-Зап. Африка.

Примечание. Во «Флоре Нижнего Дона» (Зозулин, 1984) указывается, что *L. catharticum* очень редко встречается на территории «Флоры» и только в самых северных ее районах. Т. В. Егорова (1996) во «Флоре Восточной Европы» не отметила этот вид в Нижне-Донском (Нижн.-Дон.) районе, поскольку она не располагала необходимым материалом. Изучение нами образцов *L. catharticum*, хранящихся в Гербариях Южного федерального университета (РГУ) (RV, Ростов-на-Дону) и Ботанического сада Южного федерального университета (RWBG), показало, что *L. catharticum* встречается на севере Нижне-Донского района.

Т. В. Егорова (1996) во «Флоре Восточной Европы» не отмечает *L. catharticum* для флоры Крыма. Наши данные показали, что этот вид известен из Крыма, но редок на этой территории.

Г. А. Пешкова (1996) не приводит *L. catharticum* для флоры Сибири. В. М. Доронькин в дополнительном 14-м томе «Флоры Сибири» (2003) указывает этот вид для Курганской обл. по данным Н. И. Науменко (2000). Позднее эти данные включены О. Д. Никифоровой (2005) в «Конспект флоры Сибири». Науменко (2000, 2002, 2003) для флоры Сибири приводит единственное местонахождение этого вида: «Курганская обл., Варгашинский р-н, между селами Секисово и Шастово, сырой кочкарный луг в пойме р. Суери. 25 июля 1997. Н. И. Науменко и А. Н. Науменко». Гербарные экземпляры из Южного Зауралья хранятся в Гербариях С.-Петербургского государственного университета (LECB!; 3 гербарных листа) и Курганского государственного университета (1 гербарный лист). *L. catharticum* внесен в «Красную книгу Курганской области» (Науменко, 2002). Следует отметить, что на Южном Урале (в Челябинской обл.) *L. catharticum* был зарегистрирован П. В. Куликовым (1998, 2005), но мы не видели гербарных образцов из этого района.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность Т. В. Егоровой за большую помощь при проведении исследования и написании данной статьи, О. В. Яковлевой за помощь при освоении метода электронной микроскопии и консультации, Н. И. Науменко за консультацию по поводу местонахождения *L. catharticum* в Сибири, а также Л. А. Карцевой за помощь при работе на сканирующем электронном микроскопе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Большева Н. Л., Семенова О. Ю., Муравенко О. В. и др. Локализация теломерных последовательностей в хромосомах двух видов льна // Биологические мембраны. 2005. Т. 22. № 3. С. 227—231.

Быкова О. П., Яковлева О. В. Слизевые клетки листа некоторых представителей рода *Alcea* L. // Раст. ресурсы. 1991. Т. 27. Вып. 2. С. 82—90.

Доронькин В. М. Сем. *Linaceae* — льновые // Флора Сибири. Новосибирск, 2003. Т. 14. С. 72.

Егорова Т. В. Сем. *Linaceae* DC. ex S. F. Gray — Льновые // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 346—361.

Зозулин Г. М. Сем. *Linaceae* S. F. Gray — Льновые // Флора Нижнего Дона (определитель). Ростов-на-Дону, 1984. Ч. 1. С. 227—228.

Куликов П. В. Флористические находки на Южном Урале (Челябинская область) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 12. С. 137—145.

Куликов П. В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург; Миасс, 2005. 537 с.

Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. Л., 1987. 160 с.

Меликян А. П., Девятов А. Г. Основные карпологические термины. М., 2001. 47 с.

Мороз О. М., Цимбалюк З. М. Паліноморфологічна характеристика представників секцій *Syllinum* Griseb., *Linum*, *Cathartolinum* (Reichenb.) Griseb. роду *Linum* L. флори Украïны // Укр. бот. журн. 2005. Т. 62. № 6. С. 821—833.

Науменко Н. И. Нуждающиеся в охране виды, подвиды и гибриды сосудистых растений Южного Зауралья: материалы к Красной книге Курганской области // Проблемы изучения растительного покрова. Томск, 2000. С. 94—95.

Науменко Н. И. L. catharticum // Красная книга Курганской области. Курган, 2002. С. 324.

Науменко Н. И. Флора Южного Зауралья: Дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2003. Т. 1—2. 811 с.

Никифорова О. Д. Сем. *Linaceae* — Льновые // Конспект флоры Сибири (сосудистые растения). Новосибирск, 2005. С. 157.

Пешкова Г. А. Лен — *Linum* L. // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 10. С. 23—29.

Светлова А. А. Систематика видов секции *Adenolinum* рода *Linum* (*Linaceae*) флоры Восточной Европы // Бот. журн. 2005а. Т. 90. № 7. С. 1076—1087.

Светлова А. А. Таксономический обзор видов секции *Adenolinum* (Reichenb.) Juz. рода *Linum* L. (*Linaceae*) флоры Северной Евразии // Новости систематики высших растений. СПб., 2005б. Т. 37. С. 112—133.

Светлова А. А. Новая секция рода *Linum* (*Linaceae*) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 2. С. 306—311.

Светлова А. А. Род *Linum* L. (*Linaceae* DC. ex Perleb) во флоре Северной Евразии: систематика, география, эволюция: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2007. 26 с.

Светлова А. А., Яковлева О. В. Сравнительная анатомия семенной кожуры видов некоторых секций рода *Linum* (*Linaceae*) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 12. С. 92—99.

Сравнительная анатомия семян. СПб., 2000. Т. 6. 455 с.

Цвелёв Н. Н. Об объеме и номенклатуре некоторых родов сосудистых растений Европейской России // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 109—118.

Шипунов А. Б. Сем. *Linaceae* S. F. Gray — Льновые // Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. М., 2006. 10-е изд. С. 348—349.

Юзепчук С. В. Сем. Льновые — *Linaceae* Dumort. // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 14. С. 84—146.

Яковлева О. В., Кравцова Т. И. Ультраструктура клеток перикарпия *Urtica dioica* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 33—41.

Яковлева О. В., Коробков А. А., Бойко Э. В. Строение слизесодержащих клеток в перикарпии семянок некоторых видов *Artemisia* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 9. С. 1—9.

Davis P. H. Linaceae / P. H. Davis (ed.). Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1967. Vol. 2. P. 425—450.

Muravenko O. V., Samatadze T. E., Popov K. V. et al. Comparative genome analysis in two flax species by C—banging patterns // Russ. Journ. Genetics. 2001. Vol. 37. N 3. P. 253—256.

Nestler H. Beitrage zur systematishen Kenntniss der Gattung *Linum* // Beih. Bot. Centralbl. 1933. Abt. 2. N 50. S. 497—551.

Ockendon D. J., Walters S. M. Linum L. // Flora Europaea. Cambridge, 1968. Vol. 2. P. 206—211.

Reichenbach H. G. L. Handbuch des Natürlichen Pflanzensystems. Dresden; Leipzig, 1837. 346 S.

Rogers C. M. Yellow flowered species of *Linum* in Eastern North America // Brittonia. 1963. Vol. 15. N 2. P. 97—122.

Rogers C. M. Linaceae S. F. Gray // North American Flora. New York, 1984. Ser. 2. Pt 12. 58 p.

Saad S. I. Pollen morphology and sporoderm stratification in *Linum* // Grana Palinologia. 1961a. Vol. 3. N 1. P. 109—129.

Saad S. I. Phylogenetic development in the apertural mechanisms of *Linum* pollen grains // Pollen et Spores. 1961b. Vol. 3. N 1. P. 33—45.

Small J. K. Fam. *Linaceae* // North American Flora. New York, 1907. Vol. 25. Pt 1. P. 67—87.

Winkler H. Linaceae / A. Engler, K. Prantl. Natürliche Pflanzenfamilien. Leipzig, 1931. Bd 19a. S. 82—129.

SUMMARY

L. catharticum was previously included in the section *Cathartolinum* (Reichenb.) Griseb. or the genus *Cathartolinum* Reichenb. On the basis of morphological and anatomical characters *L. catharticum* is segregated from another species of the genus *Linum* in to the monotypic subgenus *Cathartolinum* (Reichenb.) Svetlova.

УДК 582.948

© **О. Д. Никифорова**

НОВЫЙ ВИД *MYOSOTIS JENISSEJENSIS* (*BORAGINACEAE*) ИЗ СИБИРИ

O. D. NIKIFOROVA. THE NEW SPECIES *MYOSOTIS JENISSEJENSIS* (*BORAGINACEAE*) FROM SIBERIA

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (3832) 30-19-86
E-mail: root@botgard.nsk.su
Поступила 30.11.2006
Окончательный вариант получен 20.03.2007

Установлено, что сомнительная находка *Trigonotis myosotidea*, приведенная в «Красной книге Кемеровской области», относится к разновидности *Myosotis caespitosa* var. *jenissejensis*, выделенной М. Г. Поповым во «Флоре СССР». Исследование морфологических признаков и ареала разновидности дали основание считать var. *jenissejensis* самостоятельным видом — *Myosotis jenissejensis*. Приводятся латинский диагноз вида и подробное морфологическое описание.

Ключевые слова: *Boraginaceae*, *Myosotis jenissejensis*, новый вид, Сибирь.

Во «Флоре СССР» М. Г. Попов (1953) выделил разновидность *Myosotis caespitosa* var. *jenissejensis* M. Pop. по сборам Н. И. Кузнецова, И. В. Кузнецова и В. В. Ревердатто из Енисейского уезда Красноярского края. Морфологической особенностью данной разновидности является звездчато-раскрытая чашечка, глубоко, почти до основания, рассеченная на ланцетные острые доли, тогда как у всех видов рода *Myosotis* доли чашечки в разной степени сросшиеся, и наибольшая степень их срастания характерна как раз для видов секции *Myosotis*, к которой относится одно-двулетний вид *M. caespitosa* K. F. Schultz. Описание *M. caespitosa* var. *jenissejensis* сделано М. Г. Поповым только на русском языке и поэтому не является валидным.

Долгое время не было новых находок этой своеобразной разновидности.

В 2002 г. вышла «Красная книга Кемеровской области», в которой авторы указали для области сомнительную находку северо-восточноазиатского вида *Trigonotis myosotidea* (Maxim.) Maxim., северо-западной границей распространения которого является р. Лена в Якутии. Исследование гербарного материала кафедры ботаники Кемеровского университета, любезно предоставленного преподавателем Г. И. Яковлевой, показало, что их находка относится к разновидности *Myosotis caespitosa* var. *jenissejensis*, выделенной М. Г. Поповым. В гербарии Центрального сибирского ботанического сада (NSK) обнаружен еще один гербарный образец из Новокузнецкого р-на Кемеровской обл., относящийся к этой разновидности.

Накопленный материал позволил провести более детальный сравнительно-морфологический анализ признаков *M. caespitosa* var. *jenissejensis* и *M. caespitosa*. По габитусу, типу опушения чашечки и плодоножки, форме соцветия и эрема var. *jenissejensis* обнаруживает явное сходство с *M. caespitosa*, но в отличие от последнего цветок более мелкий, а эрем имеет слабо выраженную карункулу (рис. 1, *а*). Карункула — это беловатый мясистый придаток; у полузрелых эремов он часто обламывается у основания, поэтому не обнаруживается исследователями. Карункула отсутствует у видов рода *Myosotis* (рис. 1, *б*), лишь у некоторых видов секций *Myosotis* и *Stoloniferae* O. D. Nikiforova у основания ареолы (площадки прикрепления эремов к гинобазису) имеется беловатая пленочка. В целом карункула характерна для видов морфологически близкого к *Myosotis* юго-западно-азиатского рода *Strophiostoma* Turcz.

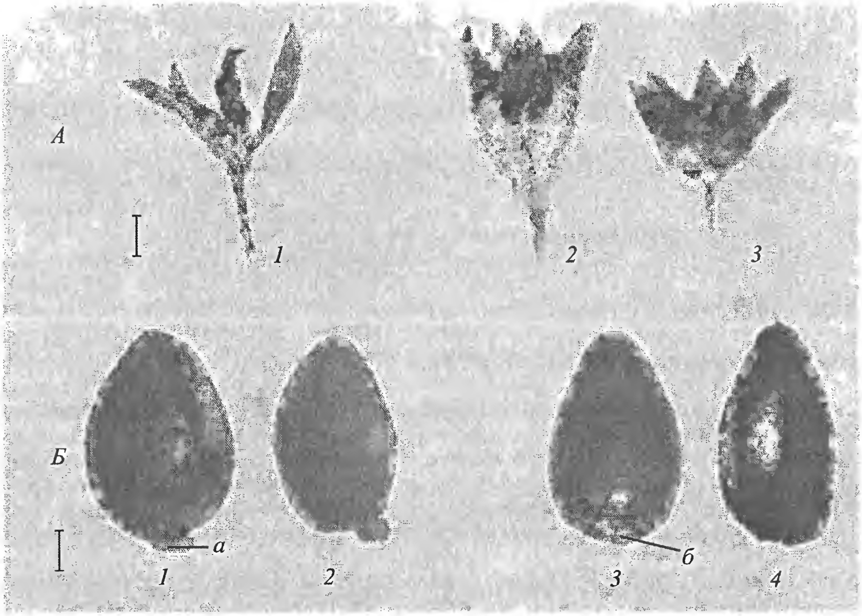


Рис. 1. Форма чашечки и эремов *Myosotis caespitosa* и *M. jenissejensis*.

А — форма чашечки при плодах. *1* — *M. jenissejensis*; *2*, *3* — *M. caespitosa*. Степени срастания долей чашечки: *2* — наибольшая, *3* — наименьшая. *Б* — форма эремов. *1*, *2* — *M. jenissejensis*; *3*, *4* — *M. caespitosa*. *1*, *3* — вид с брюшной стороны эрема; *2*, *4* — вид со спинной стороны эрема. *а* — карункула, *б* — ареола.

Морфологический признак — почти до основания несросшиеся доли чашечки (раскрытая чашечка) является уникальным и var. *jenissejensis* пока единственный таксон, у которого обнаружен данный признак. Он характерен, однако, для всех видов рода *Trigonotis* Stev., что и послужило основанием для ошибочного определения вида.

Ранее было высказано предположение о гибридной природе бореального рода *Myosotis*, типовая секция которого имеет признаки рода *Trigonotis* (Никифорова, 2000). Морфологические признаки обнаруженного таксона служат еще одним аргументом в пользу данного предположения и подтверждают существование генетической связи между родами *Myosotis* и *Trigonotis*.

Сочетание уникальных признаков у var. *jenissejensis*, а именно раскрытая чашечка, наличие карункулы у эрема (рис. 1) и другие признаки (см. ниже), дают основание повысить таксономический ранг разновидности, другими словами, таксон может быть описан заново, с латинским диагнозом и в ранге вида.

Myosotis jenissejensis O. D. Nikiforova sp. nov. — *M. caespitosa* var. *jenissejensis* M. Pop., 1953 во Фл. СССР, 19 : 367 nom. inval., descr. ross. — *Trigonotis myosotidea* auct. non Maxim.: Красная книга Кемеровской области. 2000 : 69.

Plantae annuae-biennes virides mesophyticae. Rhizoma tenuibe repens. Caules 15—20 cm altai semiprocumbentes in dimidio inferiore ramosi, pilis sparsi appressis, brevibus tecti. Folia lanceolata vel obtusiuscule lanceolata, tenues, virides, utrinque breviter appresses pilosa. Inflorescentia cernua laxa post anthesin valde elongata. Pedicelli fructiferi tenues ad 1.5 cm longi, horizontalier inflorescentiae axis deorsum vix declinati, pilis appressis brevioribus tecti. Calyx sub anthesi 1.5 mm longus, fructificatione ad 5 mm longus in lobos lanceolates usqua ad basin fissus, pilis brevibus appressis tectus. Corolla pallide coerulea, minuscula 1—1.5 mm diam., petala sepalis vix longiora.

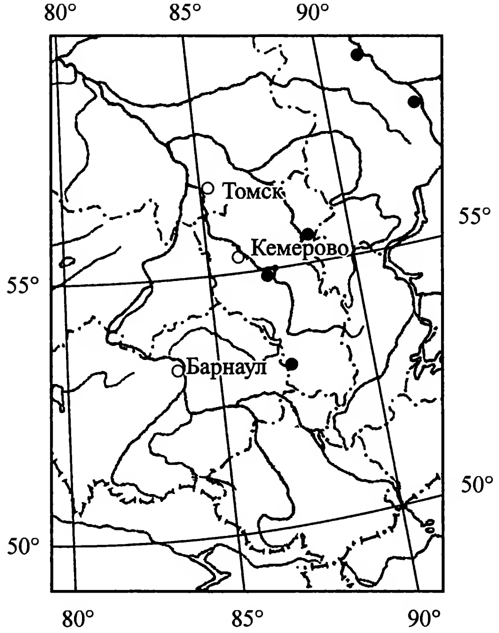


Рис. 2. Карта ареала *Myosotis jenissejensis*.

Stylus calyce brevior. Eremi 1—1.5 mm longi, late ovoidei, carinati, caruncula fere indistincta.

Typus: Prov. Kemerovo, districtus Krapiviniensis, in adjacentibus olim pagi Lachinovo, ripa sinistra fl. Lachinovskaja kurja, arenoso-limosus syrtis, 17 VIII 2005, G. I. Yakovleva.

Affinitas. Species haec *M. caespitosa* K. F. Schultz affinis, sed calyce, lobis lanceolatis usqua ad basin fissis (nec calyx gamosepalus, lobios triangularibus ad 1/3 fissis), corolis minusculis, 1—1.5 mm diam. (nec 3—4 mm), eremi carunculis minimis (nec caruncula nulla) differt.

Одно-двулетние мезофитные зеленые растения. Корневище тонкое, ползучее. Стебли 15—20(25) см выс., полулежачие, ветвистые в нижней половине, опушенные редкими прижатыми короткими волосками. Листья ланцетные или туповато-ланцетные, тонкие, зеленые, с обеих сторон опушенные короткими прижатыми волосками. Соцветие в конце цветения рыхлое и сильно удлиняющееся. Плодоножки тонкие, до 1.5 см дл., горизонтально отклоненные от оси соцветия, опушенные короткими прижатыми щетинками. Чашечка почти до основания надрезана на ланцетные доли, опушенная редкими прижатыми короткими волосками, в период цветения 1.5 мм дл., при плодах до 5 мм дл. Венчик светло-голубой, мелкий, 1—1.5 мм в диам., едва длиннее чашечки. Столбик короче чашечки. Эремы 1—1.5 мм дл., широкояйцевидные, килеватые, с маленькой каранкулой.

Тип: Кемеровская обл., Крапивинский р-н, окр. бывшей д. Лачиново, левый берег р. Лачиновская курья, песчано-илистая отмель, 17 VIII 2005, Г. И. Яковлева.

Родство: Родствен *M. caespitosa* K. F. Schultz, от которого отличается формой чашечки, рассеченной почти до основания на ланцетные острые доли (а не сросшейся и на 1/3 надрезанной на треугольные доли), мелким, 1.0—1.5 мм в диам., венчиком (а не 3—4 мм) и наличием у эремов маленькой карункулы.

Экология. По крутым берегам рек и в лесах, на илистых отмелях непроточных водоемов.

Географическое распространение. В Красноярском крае (бывшая Енисейская губерния) известен из предгорий Восточного Саяна и в горах Кузнецкого Алатау и Салаирского кряжа вблизи отрогов Кузнецкого Алатау (рис. 2).

Specimina examinata: Енисейская губерния: Туруханский край, лес у ст. Холмогорово, 17 VI 1914, № 4284, Н. И. Кузнецов, В. В. Ревердатто (LE); Енисейский уезд, Бельская волость, близ д. Лукьяновой, болото среди смешанного леса, 24 VI 1914, № 4617, И. В. Кузнецов (LE). Кемеровская обл.: Новокузнецкий р-н, окр. пос. Сары-Чумыш, кустарниково-осоковая пойма в высокой пойме р. М. Чумыш, 15 VII 1986, М. Ревякина, Н. Лащинский (NSK); Тисульский р-н, оз. М. Берчикуль, по р. Урюп, П. А. Волобаев.

Благодарности

Автор благодарен А. Н. Сенникову за перевод латинского диагноза вида, а также Г. И. Яковлевой за предоставление гербарного материала Кемеровского госуниверситета.

Исследования выполнены при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-48493).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Красная книга Кемеровской области. Кемерово, 2000. 243 с.

Никифорова О. Д. Бореальные секции рода *Myosotis* L. и их генезис // Turczaninowia. 2000. Т. 3. Вып. 1. С. 5—24.

Попов М. Г. Очерк растительности и флоры Карпат // Материалы к познанию фауны и флоры СССР. М., 1949. 303 с.

Попов М. Г. Семейство *Boraginaceae* // Флора СССР. М.; Л., 1953. Т. 19. С. 97—691.

SUMMARY

Myosotis caespitosa var. *jenissejensis* was distinguished by M. G. Popov in the «Flora URSS» in 1953. The morphological characters of the flower, fruit and calyx of var. *jenissejensis* show that variety deserves the rank of the new species, *M. jenissejensis* O. D. Nikiforova.

УДК 582.736

© Г. А. Лазьков

НОВЫЙ ВИД РОДА *HEDYSARUM* (*FABACEAE*) ИЗ КИРГИЗИИ

G. A. LAZKOV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *HEDYSARUM* (*FABACEAE*) FROM KIRGHIZIA

Биолого-почвенный институт НАН Кыргызстана, Лаборатория флоры (FRU)
Кыргызстан, 720071, Бишкек, пр. Чуй, 265
E-mail: glazkov1963@mail.ru
Поступила 25.01.2007

Описан новый вид *Hedysarum sultanovae* Lazkov. Приводятся морфологическое описание вида и его отличия от близкого вида *H. pallidiflorum* Pavl.

Ключевые слова: *Fabaceae*, *Hedysarum*, новый вид, Киргизия.

Во время полевой экспедиции в июне 2006 г. по различным районам Киргизии проводился сбор растений на гипсовых выходах в предгорьях Киргизского хребта между с. Иссык-Ата и г. Кант. В числе других растений было собрано несколько образцов вида из рода *Hedysarum* L. Во «Флоре Киргизской ССР» (1950—1965), с дополнениями (1967—1970) подобный вид отсутствовал. По «Определителю растений Средней Азии» (Ковалевская, 1981) с некоторыми затруднениями наши растения были предварительно определены как описанный с Сырдарьинского Каратау (окрестности с. Чулак-Тау) *Hedysarum pallidiflorum* Pavl. Однако знакомство с протологом (Павлов, 1949) последнего вида показало, что собранные нами растения отличаются от *H. pallidiflorum* рядом признаков. В частности, для *H. pallidiflorum* был указан белый или очень бледно-розовый венчик с почти округлым флагом. Кроме того, каратавские растения, судя по протологу, имеют очень короткий стебель 2—6 см выс., в 3—4 раза короче цветоносов, и плоды без щетинок. Собранные нами растения имели розовые цветки, обратнояйцевидную пластинку флага, стебли 12—25 см выс., равные или превышающие по длине соцветия, а также плоды с длинными щетинками. Мною были изучены изотипы *Hedysarum pallidiflorum*, хранящиеся в Гербариях Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW) и Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE). Исследование данных материалов выявило еще некоторые дополнительные отличительные признаки растений из Киргизии. Так, из-за многочисленных укороченных побегов и довольно коротких стеблей все листья *H. pallidiflorum* кажутся прикорневыми, а у наших растений они достаточно равномерно распределены по стеблю. Имеются небольшие различия в густоте и расположении цветков на цветоносах. Необходимо отметить, что расстояние между горками Чулак-Тау, откуда описан *H. pallidiflorum*, и местом сбора наших растений около 400 км, и нигде на промежуточной территории он найден не был. Таким образом, по-видимому, мы имеем дело с разобщенными территориально видами, один из которых является эндемиком Сырдарьинского Каратау, другой — узким эндемиком Киргизского хребта. Они отличаются несколькими, хотя и небольшими признаками. В полиморфном роде *Hedysarum* сходные или еще меньшие различия существуют, например между видами *H. neglectum* Ledeb. и *H. kirgisorum* B. Fedtsch. Учитывая все вышеприведенные факты, считаем, что растения из Киргизии заслуживают описания в качестве нового вида.

Hedysarum sultanovae Lazkov sp. nov. — Planta perennis, 25—45 cm alt. Radix verticalis, crassus. Caudex vix lignosus, residuis caulorum foliorumque emortuorum vestitus. Caules numerosi, 12—25 cm alt., foliosi, supra ramosi, appresse et sparse pilosi. Stipulae 4—6 cm alt., triangulato-lanceolatae, membranaceae, brunnescentes, alte inter se, basi sum petiolis connatae, dein derumpentes, pilis appressis pubescentes. Folia 5—15 cm lg., foliola 4—6-juga. Petioli 2—8 cm lg., appresse et sparse pilosi. Foliola (0.8)1.0—2.2 cm lg., 0.4—0.8 cm lt., oblonga vel oblongo-obovata, apice vix curvata, emarginata, cuspido brevi; superne subglabra vel sparse pilosa, inferne dense tenuiter pilosa, viridia. Scapi 10—20(25) cm lg., foliis caulinis duplo longiori, pilis brevibus appressis pubescentes. Racemi 3—10 cm lg., floriferi elongati. Bracteae 3—4 cm lg., lanceolatae, membranaceae, brunnescentes, breve pilosae, caducae. Bracteolae 2—3 cm lg., filiformes, brunnescentes. Flores nutantes, pedunculis 1 cm lg., petalis roseis, basi albidis. Calyx 5—6 cm lg., pilis tenuibus appresse sparse pilosus; dentibus-lanceolatis, tubo 1.5—2-plo longioribus. Vexillum 1.3—1.5 cm lg., 1.0—1.1 cm lt., obovatum, apice emarginatum; carina vexillo aequali; alae 5—6 mm lg., elongatae. Legumina 1—3-articulata; articulis 5—10 cm lg., 4—8 cm lt., rotundatis vel elongato-rotundatis, dorso subglabris, satura pubescentibus, secus nervos et margines ad 3 mm lg. setosis (fig. 1—3).

Typus: «[Kirghisia] Jugum Kirghisicum declivum generale boreale, inter oppida Kant et pago Issyk-Ata, *h* = 1064 m s. m., 42°44′33″ lat. bor., 74°55′20″ long. orient., gypsaceis, 23 V 2006, G. A. Lazkov» (LE).

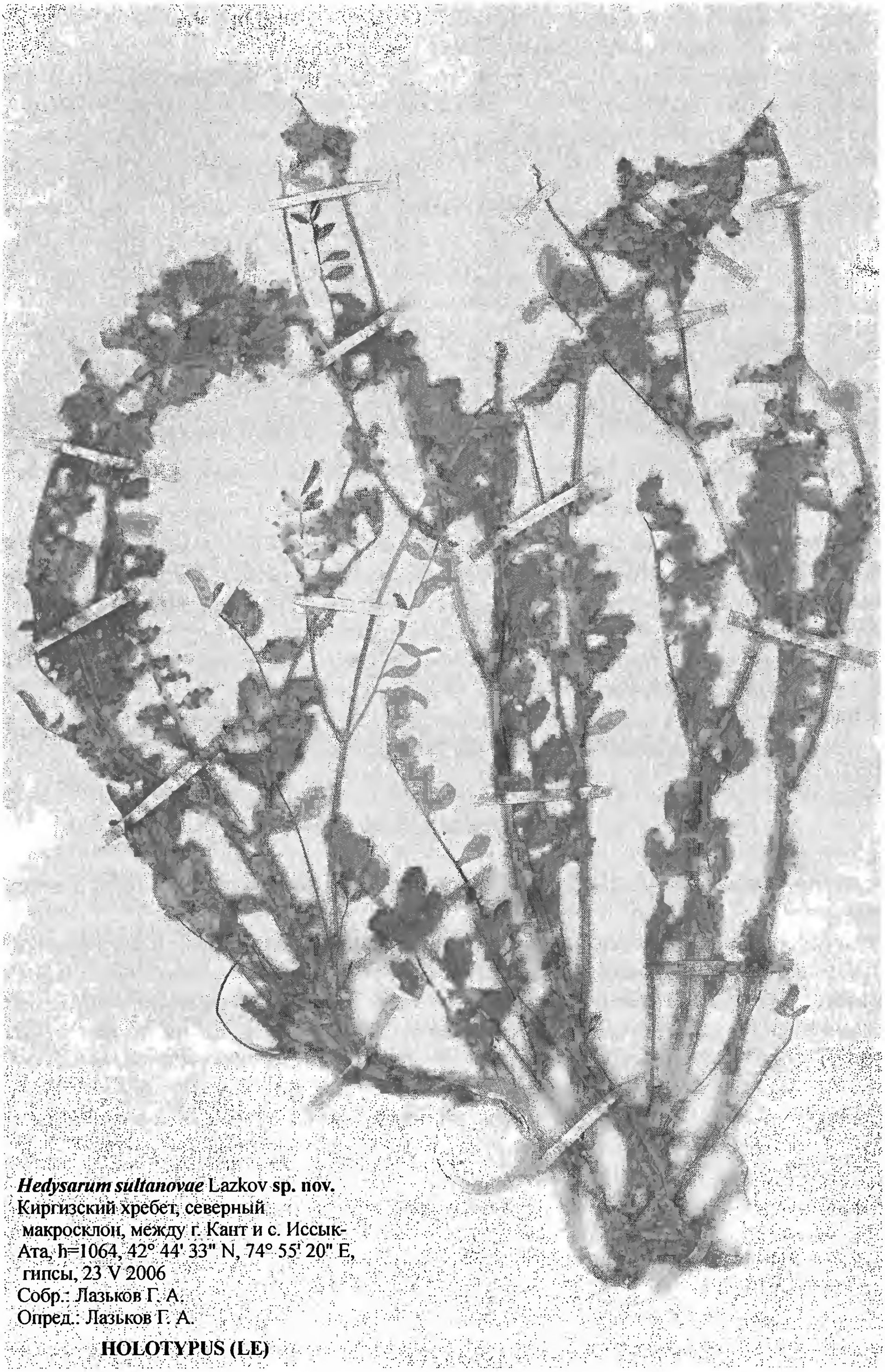
Affinitas. A *H. pallidiflorum* Pavl. corollae colore roseo (nec albo vel pallidissime roseo), vexilli lamina obovata (nec rotundata), caulibus altioribus 12—25 cm (nec 4—6 cm) alt., caulibus scapis aequilongis (nec 2—4-plo brevioribus), foliis plerumque caulinis (nes subradicalibus), pilis tenuioribus, fructibus longe setulosis (nec glabris) differt.

Species in honorem investigatoris generis *Hedysarum* L. in Kirghisia cl. B. Sultanovae nominatur.

Многолетник, 25—45 см выс. Корень стержневой, толстый. Каудекс слегка одревесневающий, покрыт остатками отмерших стеблей и листьев. Стебли многочисленные, 12—25 см. выс., облиственные, в верхней части ветвящиеся, редко и прижато опушенные. Прилистники 4—6 мм дл., треугольно-ланцетные, пленчатые, коричневатые, высоко между собой и в основании с черешком сросшиеся, затем обычно разрывающиеся, прижато опушенные. Листья 5—15 см дл., с 4—6 парами листочков. Черешки 2—8 см дл., негусто опушенные прижатыми волосками. Листочки (0.8)1.0—2.2 см дл., 0.4—0.8 см шир., продолговатые или продолговато-яйцевидные, на верхушке слегка изогнутые, выемчатые, с коротким остроконечием, сверху почти голые или слабо опушенные, снизу более густо опушенные тонкими прижатыми волосками, зеленые. Цветоносы 10—20(25) см дл., в 2 раза длиннее стеблевых листьев, опушены короткими прижатыми волосками. Кисти 3—10 см дл., удлиненные. Прицветники 3—4 мм дл., ланцетные, пленчатые, коричневатые, коротко опушенные, опадающие, 2—3 мм дл., нитевидные, коричневатые. Цветки поникающие, на цветоножках 1 мм дл.; лепестки розовые, в основании беловатые. Чашечка 5—6 мм дл., негусто опушенная тонкими прижатыми волосками; зубцы линейно-ланцетные, в 1.5—2 раза длиннее трубки. Флаг 1.3—1.5 см дл., 1.0—1.1 см шир., обратнояйцевидный, на верхушке выемчатый; лодочка почти равна по длине флагу; крылья продолговатые, 5—6 мм дл. Бобы 1—3-членные; членики 5—10 мм дл., 4—8 мм шир., округлые или продолговато-округлые, по боковой поверхности почти голые, по швам обычно с волосками, по жилкам и краю с длинными тонкими, до 3 мм дл., щетинками (рис. 1—3).

Тип: «[Киргизия] Киргизский хребет, северный макросклон, между г. Кант и с. Иссык-Ата, *h* = 1064, 42°44′33″ N, 74°55′20″ E, гипсы, 23 V 2006, Г. А. Лазьков» (LE).

Паратип: «там же, 11 V 2006, он же» (LE, FRU, MW).



Hedysarum sultanovae Lazkov **sp. nov.**
Киргизский хребет, северный
макросклон, между г. Кант и с. Иссык-
Ата, h=1064, 42° 44' 33" N, 74° 55' 20" E,
гипсы, 23 V 2006
Собр.: Лазьков Г. А.
Опред.: Лазьков Г. А.

HOLOTYPUS (LE)

Рис. 1. Типовой образец *Hedysarum sultanovae* Lazkov.

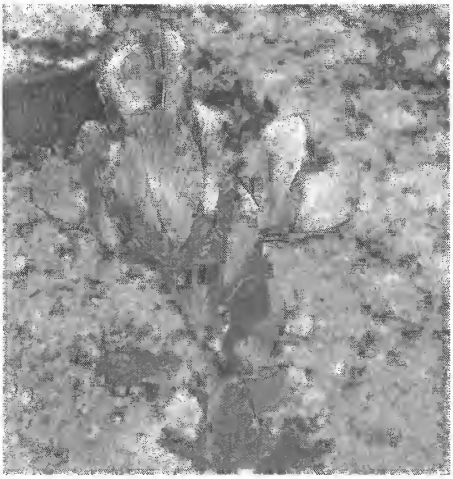


Рис. 2. Соцветие *Hedysarum sultanovae* Lazkov.

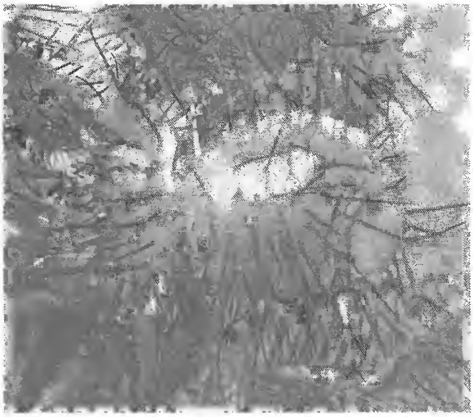


Рис. 3. Плоды *Hedysarum sultanovae* Lazkov.

Родство. От *Hedysarum pallidiflorum* Pavl. отличается розовым (а не белым или очень бледно-розовым) венчиком с обратнояйцевидной (а не округлой) пластинкой флага, более высокими стеблями 12—25 см (а не 4—6 см) выс., равными по длине цветоносам (а не в 2—4 раза их короче), листьями, равномерно распределенными по стеблю (а не почти прикорневыми), более тонкими волосками опушения, плодами, покрытыми длинными щетинками (а не почти голыми).

Вид назван в честь исследователя рода *Hedysarum* в Киргизии Б. А. Султановой.

Изотипы данного вида будут изданы в качестве эксикатов.

Благодарности

Автор благодарен А. Н. Сенникову за перевод первоописания на латинский язык.

Исследования осуществлялись при финансовой поддержке проекта Международного научно-технического центра (МНТЦ). Грант KP-973: «Сохранение и использование гермоплазмы дикорастущей флоры Кыргызстана для решения генетико-селекционных и народнохозяйственных задач». «Conservation and use of germoplazm of Kyrgyzstan's wild flora for management of genetic-selection and economical tasks».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ковалевская С. С. Род *Hedysarum* L. — Копеечник // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1981. Т. 6. С. 286—311.

Павлов Н. В. Новые растения Казахстанской флоры. I // Вестн. АН Казахск. ССР. 1949. № 1. С. 24—36.

Флора Киргизской ССР. Фрунзе, 1950—1965. Т. 1—11.

Флора Киргизской ССР. Дополнение. Фрунзе, 1967—1970. Вып. 1—2.

SUMMARY

The new species *Hedysarum sultanovae* Lazkov from Kirghizia is described. Its morphological description and difference from the relative species *H. pallidiflorum* are given.

УДК (561.81) : 551.781.43(574.42) Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 2

© А. Л. Аверьянова

НОВЫЙ ВИД *MAESA* (*MYRSINACEAE*) ИЗ ПОЗДНЕГО ЭОЦЕНА ГОРЫ КИИН-КЕРИШ (ВОСТОЧНЫЙ КАЗАХСТАН)

A. L. AVERYANOVA. A NEW *MAESA* SPECIES (*MYRSINACEAE*) FROM THE LATE EOCENE IF KIIN-KERISH MOUNTAIN (EASTERN KAZAKHSTAN)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
193376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: binadmin@OK3277.spb.edu
Поступила 22.05.2007

Дано описание и изображение нового вида *Maesa kiinkerishiensis* (*Myrsinaceae*) из флоры «болотного носорога» горы Киин-Кериш Зайсанской впадины (котловины) (Восточный Казахстан).

Ключевые слова: *Maesa*, новый вид, эоцен, Казахстан, Зайсанская впадина.

Настоящая работа продолжает серию публикаций результатов исследования позднеэоценовой субтропической флоры Зайсанской впадины (Восточный Казахстан) (Ильинская, 1957, 1962, 1966, 1984, 1986а, 1986б, 19890; Аверьянова, 2004, 2005, 2006).

Сем. *MYRSINACEAE*

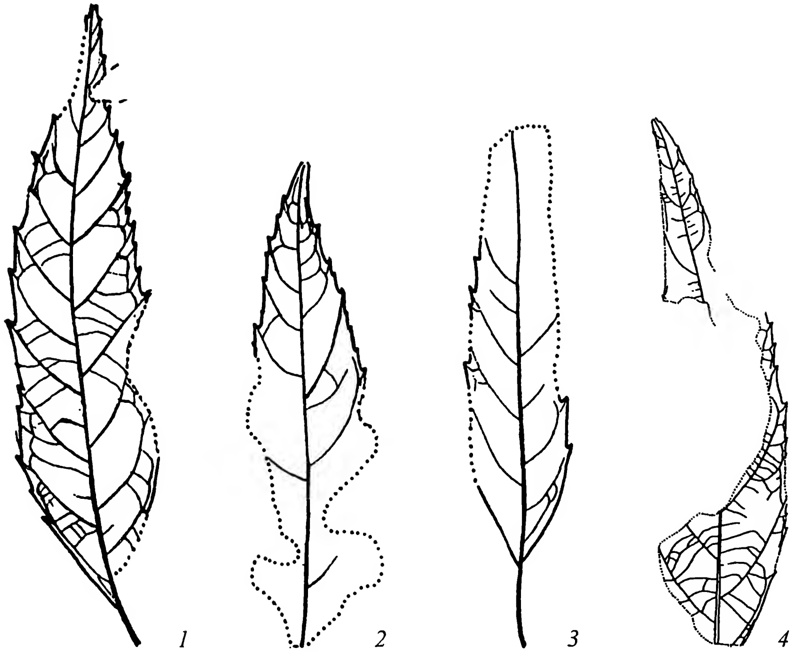
Maesa kiinkerishiensis Iljinskaja et Averyanova sp. nov.

Maesa nipponica auct. non Tanai, Аблаев и др., 2006, Палеоген Бикино-Уссурийского бассейна седиментации : 43, табл. VI, фиг. 6б, рис. 2, *25*.

Leaves 7—8 cm long, 1.3—1.8 cm wide, lanceolate, with cuneate or rounded-cuneate base, gradually tapering into narrow, often dentate apex (table, *1*, *3*, *4*, *5*, drawing, *1*—*4*). Leaf margin dentate; teeth occur at about 1.5 cm above the base, acute, 2—3 per 2 cm of margin, with slightly concave or convex-concave basal and more short (up to 1 mm) concave apical side, rarely reduced; sometimes there are 1—3 smaller or equal acute teeth between them. The dentation character may be different at two sides of the same leaf (drawing, *1*). Midvein straight, up to 0.4 mm wide at the base, somewhat thinning to apex. Secondaries 3 or more times thinner than midvein, approximate in pairs or opposite, slightly arcuate, very rarely straight, diverging from midvein at the angle 40—50(70)° (at the apex at 30°), producing 1—3 basiscopic slightly arcuate branchings, ending as arches, from which the short branchlets go to teeth, or basiscopic branching craspedodromous and connect one with other by straight or slightly arcuate anastomoses parallel to leaf margin (table, *8*). There are sometimes short thin intercalary veins (table, *4*, *8*). Tertiaires geniculate or wavy, perpendicular to secondaries (table, *4*, *8*). Quaternaries slightly wavy; veinlets form polygonal meshes between them. Petiole 0.6—1.1 cm or more long, somewhat thicker than midvein (table, *1*).

Holotype: leaf impression, specimen 75в, collection 998Б, Upper Eocene, lower aksuiir subsuite of aksuiir suite, Kiin-Kerish montain, «bolotnyi nosorog» flora, Eastern Kazakhstan, [BIN], Plate, *1*.

Листья 7—8 см дл., 1.3—1.8 см шир., ланцетные (см. таблицу-вклейку, *1*, *3*—*5*; рисунок, *1*—*4*). Основание клиновидное или округло-клиновидное. Верхушка по-



Maesa kiinkerishiensis Iljinskaja et Averyanova sp. nov., гора Киин-Кериш, флора «болотного носорога». Рис. А. Л. Аверьяновой.

1 — кол. 998Б, отп. 75в; *2* — кол. 998, отп. 14а; *3* — кол. 998, отп. 34в; *4* — кол. 998Б, отп. 10д.

степенно сужающая, слегка оттянутая в узкий, обычно зубчатый, кончик. Край зубчатый; зубцы начинаются на расстоянии около 1.5 см от основания, острые, в количестве 2—3 на 2 см, вверх направленные или слегка отогнутые (см. таблицу-вклейку, *2*, *6*, *8*), со слегка вогнутой или выпукло-вогнутой базальной и более короткой (до 1 мм) вогнутой апикальной стороной, изредка щетинковидные. Нередко между зубцами, в которые входят вторичные жилки, имеется 1—2, редко 3 промежуточных острых зубца, чаще меньших, реже равных по величине зубцам, в которых оканчиваются вторичные жилки. Характер зубчатости может меняться даже в пределах одного листа: так, на отп. 75в / 998Б (см. рисунок, *1*) в части интервалов между зубцами зубчики отсутствуют, а в части они имеются. Главная жилка прямая, в основании до 0.4 мм толщ., слегка истончается к верхушке. Вторичные жилки попарно сближенные, реже супротивные, тоньше главной в 3 и более раза, слегка дуговидные, очень редко прямые (см. таблицу-вклейку, *8*), отходят от главной под углом 40—50(70)° (в верхушке и под 30°) через интервал 6—9 мм, отдают 1—3 базископических слегка дуговидных ответвления, которые заканчиваются дугами (см. таблицу-вклейку, *8*), от которых отходят короткие веточки в зубцы, или же базископические ответвления заканчиваются краспедодромно, соединяясь между собой прямыми или слегка дуговидными анастомозами параллельно краю листа. Иногда имеются короткие тонкие вставочные жилки (см. таблицу-вклейку, *4*, *8*). Третичные жилки коленчатые либо извилистые, местами перпендикулярные вторичным (см. таблицу-вклейку, *4*, *8*). Жилки четвертого порядка слегка извилистые; иногда между ними виды полигональные ячейки, образованные жилками последнего порядка (см. таблицу-вклейку, *8*). Черешок 0.6—1.1 см дл. и более, несколько толще главной жилки (см. таблицу-вклейку, *1*).

Голотип: отпечаток листа 75в, колл. 998Б, верхний эоцен, нижнеаксыирская подсвита аксыирской свиты, гора Киин-Кериш, флора «болотного носорога», Восточный Казахстан, [БИН] (см. таблицу-вклейку, 1).

Исследованные экземпляры: гора Киин-Кериш, флора «болотного носорога», колл. 998, отп. 14а, 34в, кол. 998Б, отп. 10б, 10д, 14Аг, 54Аз, 54Аи, 54Ак, 75в, 96(?), 128(?), 134(?); гора Кара-Бирюк, кол. 987, отп. 36а.

Листья из флоры «болотного носорога» горы Киин-Кериш по форме и характеру зубчатости и жилкования соответствует единственный лист из позднего эоцена Южного Приморья (Бикинское буроугольное месторождение, Аблаев и др., 2006, l. c.), определенный как *M. nipponica* Tanai. От голотипа последнего (Tanai, 1970, p. 498, Pl. 18, *1*) *M. kiinkerishiensis* отличается формой листа, обычно слегка дуговидными и менее длинными вторичными жилками, отходящими под бóльшим углом, а также наличием семикраспедодромно оканчивающихся вторичных жилок. *M. nipponica* описана из олигоцена Японии; близкий к голотипу отпечаток определен из эоцена Смолянинове в Приморье (Тащи и др., 1996, табл. VII, фиг. 4, рис. 8—9).

Краспедодромное жилкование имеется и на отпечатке «*Maesa*» *nipponica* из найбутинской свиты нижнего-среднего эоцена р. Краснoярки на Сахалине (Кодрул, 1999, табл. 22, *3*), но у этого листа вторичные жилки в нижней части слегка отогнутые, что редко встречается у современных представителей рода, а у тех из них, с которыми Т. Tanai сближает *M. nipponica*, подобной отогнутости не встречается; этот лист также отличается от голотипа более частыми вторичными жилками.

Изучение гербария БИН показало наибольшее сходство *M. kiinkerishiensis* по форме и характеру зубчатости и жилкования с *M. japonica* (Thunb.) Moritzi et Zollinger (см. таблицу-вклейку, *9*, *10*), распространенной в центральных и юго-восточных провинциях Китая, в Японии и в Северном Вьетнаме; ископаемый вид отличается более крупными зубцами и присутствием их в самом кончике листа (последнее у *M. japonica* встречается только как исключение). Второй, близкий к описанному по тем же признакам, что и *M. japonica*, эндемик юго-восточного Китая *M. tenera* Mez отличается частым присутствием прямых вторичных жилок, которые не характерны для *M. japonica*. Оба этих вида произрастают в условиях теплоумеренного и субтропического климата в подлеске смешанных лесов; *M. japonica* также встречается в горных лесах на высоте до 2 тыс. м. С этими же видами Tanai сближал *M. japonica*, который, по нашим наблюдениям, ближе *M. tenera*.

M. kiinkerishiensis — первая ископаемая находка рода для Центральной Азии, который ранее был известен в ископаемом состоянии только из эоцена Приморья и олигоцена Японии.

Благодарности

Исследование проводилось под руководством И. А. Ильинской, которой автор хотел бы выразить искреннюю благодарность за помощь в подготовке этой статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аблаев А. Г., *Чен-Сен Ли*, *Ю-Фей Ван*. Палеоген Бикино-Уссурийского бассейна седиментации (Нижнебикинская впадина). Владивосток, 2006. 75 с.

Аверьянова А. Д. *Lindera* (*Lauraceae*) и *Alangium* (*Alanginaceae*) в позднем эоцене Аккезени (Северо-Восточный Казахстан) // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 6. С. 1000—1007.

Аверьянова А. Л. Первые находки в ископаемом состоянии листьев *Excentrodendron* (*Tiliaceae*) и *Dimocarpus* (*Sapindaceae*) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 12. С. 1879—1883.

Аверьянова А. Л. Дополнение к позднеэоценовой флоре Аккезени (Северо-Восточный Казахстан) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 9. С. 1394—1404.

Ильинская И. А. Ископаемая флора горы Киин-Кериш Зайсанского района. Ч. 1. Род *Dryophyllum* Debey // Сб. памяти А. Н. Криштофовича. М.; Л., 1957. С. 245—250.

Ильинская И. А. О сменах флор в Зайсанской впадине с конца верхнего мела до конца миоцена // Докл. АН СССР. 1962. Т. 146. № 6. С. 1408—1411.

Ильинская И. А. Новые виды эоценовой флоры из Зайсанской впадины // Палеонтол. журн. 1966. № 2. С. 109—116.

Ильинская И. А. Эоценовые флоры Зайсанской впадины (Восточный Казахстан) // Ежегодник Всесоюзного палеонтологического общества. Л., 1984. Т. 27.С. 247—257.

Ильинская И. А. Изменение флоры Зайсанской впадины с конца мела по миоцен // Проблемы палеоботаники. Л., 1986а. С. 84—112.

Ильинская И. А. Палеогеновые флоры горы Киин-Кериш и их новые виды (Восточный Казахстан) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 9. С. 1193—1206.

Ильинская И. А. Проявление миграционных и эволюционных процессов в истории флоры кайнофита Зайсанской впадины // Вопросы палеофлористики и стратиграфии. Л., 1989. С. 44—60.

Кодрул Т. М. Фитостратиграфия палеогена Южного Сахалина // Тр. ГИН РАН. М., 1999. Вып. 519. 150 с.

Тащи С. М., Аблаев А. Г., Мельников Н. Г. Кайнозойский бассейн Западного Приморья и сопредельных территорий Китая и Кореи. Владивосток, 1996. 168 с.

Tanai T. The Oligocene floras from the Kushiro coal field, Hokkaido, Japan. In: J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 1970. Ser. 4. Vol. 14. N 4. P. 383—514.

SUMMARY

The new species *Maesa kiinkerishiensis* is described from the Upper Eocene of Kim-Kerish Mountain, the Eastern Kazakhstan; it was also found in the Southern Primorie. Its nearest modern relatives are *M. japonica* and *M. tenera*, which occur in subtropical and warm-temperature areas of China, Japan and Northern Vietnam.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47 + 57) : 58

© **Н. Н. Цвелёв, Р. В. Камелин, О. В. Чернева, И. В. Татанов**

ПАМЯТИ ТАТЬЯНЫ ВЛАДИМИРОВНЫ ЕГОРОВОЙ (1 XII 1930—6 V 2007)

N. N. TZVELEV, R. V. KAMELIN, O. V. TSCHERNEVA, I. V. TATANOV.
IN MEMORIAM: TATIANA VLADIMIROVNA EGOROVA (1 XII 1930—6 V 2007)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 17.10.2007

6 мая 2007 г. российскую ботанику постигла тяжелая утрата. Скоропостижно скончалась главный научный сотрудник Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН Татьяна Владимировна Егорова — выдающийся ботаник, систематик высших растений, широко известный как в нашей стране, так и за рубежом. Она была не только крупнейшим специалистом по такому трудному в систематическом отношении семейству цветковых растений, как осоковые (*Cyperaceae*), но и лучшим в России знатоком правил ботанической номенклатуры. Огромная по масштабам работа постоянно проводилась ею как редактором 25 томов ежегодника «Новости систематики высших растений» и одним из наиболее деятельных членов редколлегии «Ботанического журнала».

Т. В. — коренная ленинградка, родилась в Ленинграде 1 декабря 1930 г. в семье служащих. В 1938 г. она поступила в школу № 13 Куйбышевского (теперь Центрального) р-на Ленинграда, но смогла окончить здесь только 3 класса. В связи с началом Великой Отечественной войны в августе 1941 г. она с матерью и младшей сестрой последним эшелоном была эвакуирована в Ярославскую обл., где закончила 4-й и 5-й классы. Условия жизни в эвакуации были очень тяжелыми. Приходилось каждый день ходить пешком в школу за 10 км, для чего надо было вставать еще затемно.

Лишь в июне 1944 г., когда конец войны уже был близок, она вернулась в Ленинград и поступила в 6-й класс школы № 218 того же Куйбышевского р-на. Во время учебы в школе Т. В. посещала кружок юннатов, где благодаря его талантливому руководителю — Л. И. Голицынской — у нее развился интерес к окружающему растительному миру.

В 1949 г. после окончания школы, сдав на «отлично» все вступительные экзамены, Т. В. поступила на биолого-почвенный факультет Ленинградского государственного университета, где специализировалась под руководством члена-корреспондента АН СССР Б. К. Шишкина и Н. А. Миняева. Ее преподавателями были такие известные ученые, как А. Л. Тахтаджян, В. К. Василевская, А. П. Соколовская и др. Ее сокурсниками, также ставшими известными ботаниками, были В. С. Ипатов, Н. С. Ростова, М. П. Баранов и др. В университете она показала себя как талантливый систематик, а выполненная ею под руководством Шишкина дипломная

Татьяна Владимировна Егорова. 1973 г.

работа «Некоторые корневые паразиты из покрытосеменных (*Cytinus hypocystis*, *Cistanche tubulosa*)» уже во многом не уступала кандидатской диссертации по большому количеству оригинальных данных и сложности экспериментальной части.

В 1954 г. после окончания университета Т. В. была рекомендована в аспирантуру при Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР — ведущем ботаническом учреждении СССР. Ее научным руководителем стал Б. К. Шишкин, бывший тогда заведующим Отделом систематики и географии высших растений. Он предложил Т. В. тему кандидатской диссертации по роду осока (*Carex*). Уже к концу аспирантуры Т. В. отлично знала не только большую группу осок — подрод *Vignea*, ставший темой ее диссертации, но и все осоковые бывшего Советского Союза, постоянно консультируя по ним многих ботаников нашей страны. Следует отметить, что Т. В. работала над диссертацией совершенно самостоятельно, так как Шишкин был в это время чрезвычайно загружен разными делами (в том числе редактированием многотомной «Флоры СССР» и нескольких периодических изданий).

В 1956 г. Т. В. выехала в первую экспедицию в Южное Закавказье вместе с С. К. Черепановым и одним из авторов настоящей статьи — Н. Н. Цвелёвым. Изучались тогда пограничные районы СССР с обеих сторон Зангезурского хребта: в окрестностях Ордубада в Нахичеванской АССР и Мегри в Армении. В течение 2 мес условия работы были очень тяжелыми: в июне и июле стояла сильная жара, а участники экспедиции ежедневно выходили в пешие походы по окружающим эти города горам и потом до позднего вечера занимались разборкой собранного обильного материала. Т. В. показала себя здесь отличным экспедиционным работником, не боявшимся никаких трудностей и неудобств.

Позднее Т. В. еще много раз была в экспедициях и тематических поездках, посетив Полярно-Альпийский ботанический сад в Кировске (1957 г.), снова Кавказ (1958 г.), где она изучила материал по осокам в Гербариях Еревана и Тбилиси, Карпаты (1964 г.), Тянь-Шань (1965 г.), Прибайкалье (1967 г.), она работала в Гербариях Сент-Луиса (США, 1999 г.), Уппсалы и Стокгольма (Швеция, 2000 г.), Познани (Польша, 2000 г., 2001 г., 2005 г.), Хельсинки (Финляндия), и Будапешта (Венгрия, 2003 г.).

Т. В. принимала активное участие в работах международных ботанических конгрессов и съездов Русского ботанического общества (прежде Всесоюзного ботанического общества). Так, в 1976 г. во время XII Международного ботанического конгресса в Ленинграде ею было подготовлено и проведено секционное заседание по теме «Происхождение и связи европейских флор», а на секционном заседании «Основные вопросы систематики и филогении однодольных» она сделала доклад «Таксономия и эволюция осок подрода *Carex*».

В рабочем кабинете. 2006 г.

Фото Н. В. Малышевой.

Коллеги поздравляют Т. В. Егорову с днем рождения. 2006 г.

Слева направо: Л. М. Раенко, Л. И. Крупкина, Т. В. Крестовская, Г. Л. Кудряшова, Т. В. Егорова, П. Г. Ефимов, И. В. Соколова, Г. А. Лазьков, Л. С. Красовская, Т. Н. Попова, В. П. Кириллова, Е. А. Глазкова, Г. Н. Медведева. Фото И. В. Татанова.

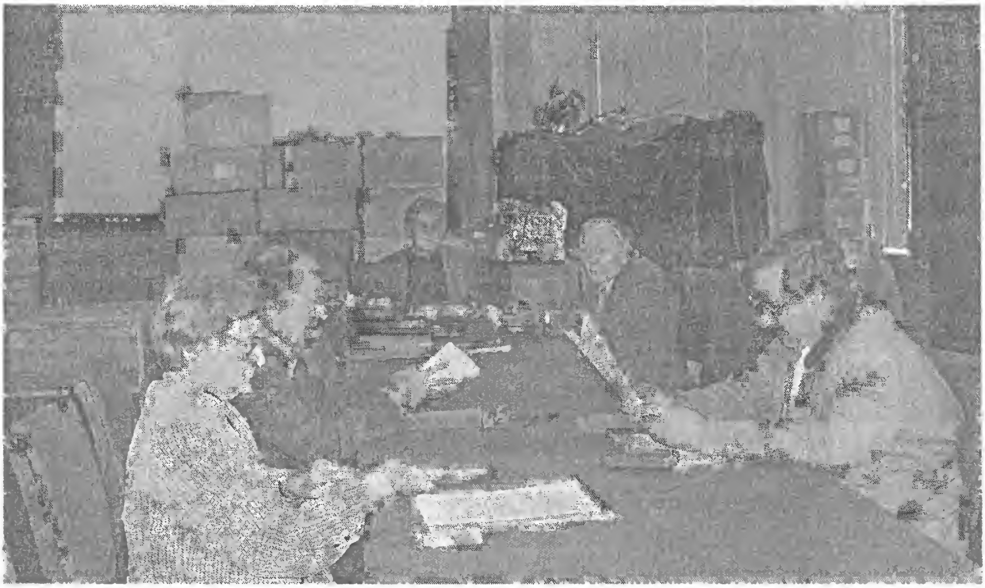
Первые научные публикации Т. В. были сделаны еще в годы аспирантуры и в ближайшие годы после ее окончания. Это были «Критические заметки об осоках подрода *Vignea* в СССР», «Дополнения к флоре осок МНР», аннотированные этикетки к эксиккатам 50 видов осок и др. Семейства осоковых и ситниковых были написаны ею для вышедшего в 1964 г. девятого издания «Флоры средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского. В 1966 г. вышел 3-й выпуск «Арктической флоры СССР», для которого она обработала богато представленный в Арктике род осока и еще несколько родов семейства осоковых. Позднее, в 1989 г. за эту обработку и другие обработки в этом издании Т. В. вместе с другими основными авторами была присуждена Государственная премия СССР. В этом же, 1966 г., отдельным изданием вышла монография «Осоки СССР. Виды подрода *Vignea*», основу которой составила ее кандидатская диссертация.

В 1967 г. вышел 3-й выпуск «Растения Центральной Азии» с обработкой осоковых. 270 статей о разных таксонах высших растений были написаны Т. В. для 3-го издания «Большой Советской Энциклопедии». В 1976 г. вышли 2 значительных по объему обработки осоковых во «Флоре европейской части СССР» (том 2) и «Флоре северо-востока европейской части СССР» (том 2). Мы не упоминаем здесь многочисленные работы Т. В. меньшего объема, опубликованные в эти годы главным образом в ежегоднике «Новости систематики высших растений», а также статьи в различных «Красных книгах». Ее обработки осоковых в ряде изданий (например, во «Флоре европейской части СССР») были позднее переведены на английский язык, что имело большое значение для популяризации отечественной ботаники за рубежом.

Но основным научным трудом Т. В. была, конечно, вышедшая в 1999 г. капитальная сводка «Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств», за которую Т. В. была удостоена премии имени В. Л. Комарова. Особенностью этой монографии было большое количество ценных примечаний к критическим видам, которые свидетельствуют об очень глубоком знании материала. Эта монография получила широкую мировую известность, чему способствовал и приведенный в ней Т. В. перевод на английский язык не только всех примечаний, но и вводных разделов сводки. В 1987 г. по теме «Осоки (*Carex* L.) СССР и сопредельных стран» Т. В. успешно защитила докторскую диссертацию и получила ученую степень доктора биологических наук.

Т. В. не ограничивалась в своей работе только осоковыми. Ей принадлежат обработки близкого к осоковым семейства ситниковых в нескольких изданиях (в том числе в «Растениях Центральной Азии»). Семейство Льновых обработано ею для «Флоры Восточной Европы» и «Флоры Армении», семейство Маковых — для «Флоры Восточной Европы». Очень интересна выполненная ею обработка обширного рода *Allium* в 7-м выпуске сводки «Растения Центральной Азии» (1967). Более 200 статей о разных семействах и родах цветковых растений написаны ею для «Биологического энциклопедического словаря». Она — автор статей по 11 семействам для 5(2) и 6 томов научно-популярного издания «Жизнь растений».

Очень большое место в научной деятельности Т. В. занимала редакторская работа. Уже в начале 1960-х годов она была спецредактором 9-го издания «Флоры» Маевского, затем долгое время была региональным консультантом многотомной сводки «Flora Europaea» и редактором-консультантом «Биологического энциклопедического словаря». Но особенно много времени ей пришлось уделять редакторской работе, когда она в 1977 г. стала ответственным редактором ежегодника «Новости систематики высших растений», а с 1992 г. — членом редколлегии и одним из заместителей главного редактора «Ботанического журнала», занимаясь редакти-



На заседании редколлекии «Ботанического журнала». 2006 г.

Слева направо: Т. В. Егорова, В. С. Ипатов, Р. В. Камелин, А. Е. Васильев, И. И. Шамров. Фото Н. В. Малышевой.

Во время конференции в Польше. Познань, 2005 г.

Слева проф. W. Żukowski (Университет им. Адама Мицкевича, Познань). Фото И. В. Татанова.

В зале Ученого совета БИН РАН с аспирантом И. В. Татановым. 2005 г.
Фото В. И. Дорофеева.

рованием статей разных авторов до последнего дня своей жизни. При этом авторов поражали ее доброжелательность и любезность, желание помочь автору улучшить сдаваемые статьи, не считаясь со своим временем.

С редакторской работой тесно связано отличное знание Т. В. правил ботанической номенклатуры. С 1993 г. она была членом Международного комитета по номенклатуре семенных растений, регулярно получая Международный номенклатурный журнал «Taxon», а на ботанических конгрессах принимала участие в заседаниях этого Комитета. В связи с этим ей приходилось вести частую переписку с Комитетом, участвуя в голосованиях по разным вопросам. После каждого Международного ботанического конгресса она обычно публиковала в «Ботаническом журнале» статью о принятых изменениях в ботанической номенклатуре, что было очень важно для российских ботаников. Т. В. перевела на русский язык и опубликовала «Международный кодекс ботанической номенклатуры (Токийский кодекс), принятый Пятнадцатым Международным ботаническим конгрессом, Иокогама, август—сентябрь 1993 г.» (1996 г.) (совместно с В. Н. Гладковой) и «Международный кодекс ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс), принятый Шестнадцатым Международным ботаническим конгрессом, Сент-Луис, Миссури, июнь—август 1999 г.» (2001 г.), а также подготовила часть перевода нового Кодекса, принятого на очередном конгрессе в Вене (2005 г.).

Т. В. никому не отказывала в многочисленных консультациях, которые она давала как по семейству осоковых, так и по вопросам ботанической номенклатуры.

Фактически обучением молодых (и не только молодых!) кадров она постоянно занималась, тщательно редактируя научные статьи, которые сдавались в «Ботанический журнал» и «Новости систематики высших растений». Очень активное участие она принимала в работе спецсоветов по защите диссертаций в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН и С.-Петербургском государственном университете. В 1970—1972 гг. она была научным руководителем аспирантки В. С. Чекань из Хабаровска, а в 1977—1980 гг. — аспиранта Нгуен Кхак Кхоя из Вьетнама. С 1989 по 1992 г. под ее руководством была подготовлена и защищена кандидатская диссертация М. С. Новосёловой по роду пушица (*Eriophorum*), а в 2006 г. защитила кандидатскую диссертацию по роду лён (*Linum*) еще одна аспирантка — А. А. Светлова. Подготовлена к защите кандидатская диссертация И. В. Татанова по роду клубнекамыш (*Bolboschoenus*). Все аспиранты Т. В. чувствовали ее постоянную поддержку и внимание. Было опубликовано Т. В. и учебное пособие для студентов по осоковым и ситниковым (1994 г.).

Т. В. была очень увлеченным любимой работой человеком с широкой эрудицией и постоянной готовностью помочь во всем товарищам и коллегам. Конечно, она нисколько не была чужда различных видов искусства, живо интересовалась политическими событиями. Для Ботанического института и всех российских ботаников потеря Т. В. невосполнима. Добрая память о ней навсегда останется в памяти ее друзей, коллег и учеников.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Т. В. ЕГОРОВОЙ[1]

1959. Дополнения к флоре осоковых Монгольской Народной Республики // Бот. матер. Герб. Бот. ин-та АН СССР. М.; Л. Т. 19. С. 79—82.

Критические заметки о осоках подрода *Vignea* // Там же. Т. 19. С. 50—73.

Материалы к монографии осок подрода *Vignea* (P. Beauv.) Kirsch.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 22 с.

Материалы к монографии осок подрода *Vignea* (P. Beauv.) Kirsch.: Дис. ... канд. биол. наук. Л. .

1960. Ботаническая характеристика алкалоидоносных осок Молдавии // Алкалоидоносные растения Молдавии. Кишинев. С. 15—19.

Ключ для определения осок подрода *Vignea* флоры СССР // Бот. матер. Герб. Бот. ин-та АН СССР. М.; Л. Т. 20. С. 440—456.

1963. *Carex bordzilowskii* V. Krecz., *C. colchica* Gay, *C. conspissata* V. Krecz., *C. duriuscula* C. A. Mey., *C. leiorhyncha* C. A. Mey., *C. magellanica* Lam., *C. redowskiana* C. A. Mey. и др. виды рода *Carex* [50 видов] // Список растений Гербария флоры СССР. М.; Л. Т. 15. Вып. 85. С. 5—27.

Сем. *Cyperaceae* — Осоковые // Ботанический атлас. М.; Л. С. 292—297.

Gagea confusa Terr. // Список растений Гербария флоры СССР. М.; Л. Т. 15. Вып. 88. С. 78—79. (Совместно с А. Е. Еленевским).

1964. Критические заметки об осоках секции *Capillares* // Новости систематики высших растений. М.; Л. [Т. 1]. С. 31—48.

Сем. *Juncaceae* — Ситниковые, Сем. *Cyperaceae* — Осоковые // П. Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской части СССР. Изд. 9. Л. С. 694—700, 700—732.

1965. Классификация осок подрода *Vignea* (P. Beauv.) Kirshl. флоры СССР // Новости систематики высших растений. М.; Л. [Т. 2]. С. 57—83.

Новый вид рода *Carex* L. с Хамар-Дабана // Там же. С. 84—86.

---

[1] Составлен И. В. Татановым.

1966. Новый вид рода *Carex* L. из Тибета // Там же. [Т. 3]. С. 34—35.

Осоки СССР. Виды подрода *Vignea*. М.; Л. 266 с.

Роды *Trichophorum* Pers. — Пухонос, *Eleocharis* R. Br. — Болотница, *Carex* L. — Осока // Арктическая флора СССР. М.; Л. Вып. 3. С. 28—29, 31—34, 40—163.

Сем. *Cyperaceae* — Осоковые // Определитель растений Башкирской АССР. М.; Л. С. 98—129. (Совместно с М. И. Котовым).

1967. Введение // Растения Центральной Азии. Л. Вып. 3. С. 3—7.

Сем. *Cyperaceae* Juss., Сем. *Araceae* Juss., Сем. *Lemnaceae* S. F. Gray, Сем. *Juncaceae* Juss. // Там же. С. 8—90, 90, 90—91, 91—104.

1968. Новые виды рода *Carex* флоры СССР // Новости систематики высших растений. Л. [Т. 5]. С. 31—34.

1969. Материалы к изучению осок Армении // Биол. журн. Арм. Т. 22. № 4. С. 75—82. (Совместно с А. М. Барсегяном).

1970. Флористические находки в северо-западном Прибайкалье // Новости систематики высших растений. Л. Т. 6. С. 223—254. (Совместно с В. Н. Сипливинским).

1971. Заметки о номенклатуре рода *Carex* L. // Там же. Т. 8. С. 87—89.

О родах *Trichophorum* Pers. и *Baeothryon* A. Dietr. // Там же. С. 83—87.

1971—1974. Вьюнок, Гелиотроп, Горечавка, Гравилат, Дурман, Душица, Звездчатка, Иглица, Камыш, Кобрезия, Кохия, Мальва, Марь, Наперстянка, Норичник и другие статьи по таксонам цветковых растений [всего 173 статьи] // Большая Советская Энциклопедия. Изд. 3. М. Т. 5—18.

1972. Система и конспект рода *Carex* L. европейской части СССР // Новости систематики высших растений. Л. Т. 9. С. 64—96.

Сем. *Juncaceae* — Ситниковые, Сем. *Cyperaceae* — Осоковые // А. Л. Тахтаджян, Ан. А. Федоров. Флора Еревана. Л. С. 334, 335—342.

1973. Заметки о видах рода *Carex* флоры СССР // Новости систематики высших растений. Л. Т. 10. С. 98—104.

Сем. *Linaceae* — Льновые // Флора Армении. Ереван. Т. 6. С. 187—201.

1974. Осока, Осоковые // Большая Советская Энциклопедия. Изд. 3. М. Т. 18. С. 576, 577.

1975—1978. Паслен, Первоцвет, Переступень, Подмаренник, Пушица, Свербига, Синюха, Ситник, Трагакант, Чемерица, Шалфей, Шлемник, Ясменник и другие статьи по таксонам цветковых растений [всего 142 статьи] // Там же. Т. 19—30.

1975. Taxonomy and evolution of the sedges of subgenus *Carex* aborigenous to the USSR // Тез. докл., представленных XII Междунар. бот. конгрессу, 3—10 июля. С. 94.

1976. Сем. *Cyperaceae* Juss. — Осоковые // Флора европейской части СССР. Л. Т. 2. С. 83—219.

Сем. *Cyperaceae* Juss. — Осоковые // Флора северо-востока европейской части СССР. Л. Т. 2. С. 6—85.

Сем. *Cyperaceae* — Осоковые // Определитель растений Средней Азии. Критический конспект флоры. Ташкент. Т. 5. С. 6—98.

1977. Карпологический анализ растительных остатков пищи селириканской ископаемой лошади // Фауна и флора антропогена северо-востока Сибири. Тр. ЗИН АН СССР. Л. С. 218—222.

Сем. *Cyperaceae* — Осоковые // Декоративные травянистые растения для открытого грунта СССР. Л. Т. 1. С. 135—151.

Род *Allium* L. // Растения Центральной Азии. Л. Вып. 7. С. 18—67.

1978. Notes on the nomenclature of the *Carex* L. // Novit. Syst. 1971. T. 8. P. 88—89 (English translation, Amerind Publishing Co., New Delhi, 1978).

Classification and summary of sedges of the subgenus *Carex* in the USSR // In the same. 1972. T. 9. P. 64—95 (English translation, Amerind Publishing Co., New Delhi, 1978).

1979. *Carex erythrobasis* Lévl. et Vaniot — новый для флоры СССР вид // Новости систематики высших растений. Л. Т. 15. С. 75—77. (Совместно с В. П. Верхолат).

Обзор осок (*Carex* L.) Камчатской области // Там же. Т. 16. С. 42—61.

1980. Заметка о *Kyllinga kamtschatica* Meinsh. (*Cyperaceae*) // Там же. Т. 17. С. 99—102.

Конспект родов *Scirpus* L., *Eriophorum* L., *Fuirena* Rottb. и *Eleocharis* R. Br. флоры Вьетнама // Там же. С. 54—63. (Совместно с Нгуен Кхак Кхоем).

О некоторых видах осок (*Carex* L., *Cyperaceae*), описанных И. Фрейном из Азиатской России // Там же. С. 102—112.

Род *Eleocharis* R. Br. (*Cyperaceae*) во флоре Дальнего Востока СССР // Там же. С. 65—82.

Pycreus polystachyos (Rottb.) Beauv. (*Cyperaceae*) — новый вид для флоры СССР // Там же. С. 96—99.

1981. Сем. Осоковые — *Cyperaceae* // Определитель растений Камчатской области. М. С. 297—332.

Семейства Диллениевые (*Dilleniaceae*), Кроссосомовые (*Crossosomaceae*), Первоцветные (*Primulaceae*), Подостемовые (*Podostemaceae*), Рутовые (*Rutaceae*), Льновые (*Linaceae*), Гумириевые (*Humiriaceae*) // Жизнь растений. М. Т. 5(2). С. 11—14, 15—26, 110—115, 203—204, 236—245, 270—274, 274.

Система и конспект рода *Eleocharis* R. Br. (*Cyperaceae*) флоры СССР // Новости систематики высших растений. Л. Т. 18. С. 95—124.

[Рец]. Э. Ц. Габриэлян. Рябины (*Sorbus* L.) Западной Азии и Гималаев. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1978. 264 с. 62 табл. // Бот. журн. Т. 66. № 10. С. 1504—1507. (Совместно с З. Т. Артюшенко).

1982. Заметка о *Carex cilicica* Boiss. (*Cyperaceae*) во флоре СССР // Новости систематики высших растений. Л. Т. 19. С. 51—52.

Семейство Асфоделовые (*Asphodelaceae*), Ситниковые (*Juncaceae*), Турниевые (*Turniaceae*), Осоковые (*Cyperaceae*) // Жизнь растений. М. Т. 6. С. 127—148, 286—291, 291—192, 292—310.

1983. Система и конспект рода *Kobresia* Willd. (*Cyperaceae*) флоры СССР // Новости систематики высших растений. Л. Т. 20. С. 67—86.

[Рец.]. И. А. Губанов, В. С. Новиков, В. Н. Тихомиров. Определитель растений средней полосы европейской части СССР. М.: Просвещение, 1981. 288 с. // Бот. журн. Т. 68. № 12. С. 1689—1691.

1985. Новые подсекции осок (*Carex* L., *Cyperaceae*) секций *Scitae* Kük. и *Atratae* Pax // Новости систематики высших растений. Л. Т. 22. С. 55—61.

Новые таксоны рода *Carex* (*Cyperaceae*) // Бот. журн. Т. 70. № 11. С. 1549—1554.

Обзор осок (*Carex* L., *Cyperaceae*) секции Rarae C. B. Clarke // Новости систематики высших растений. Л. Т. 22. С. 55—61.

Таксономические заметки о видах рода *Carex* L. (*Cyperaceae*) флоры СССР // Там же. С. 46—54.

1986. Анатомическое строение перикарпия у видов рода *Carex* (*Cyperaceae*) в связи с систематикой и филогенией рода // Бот. журн. Т. 71. № 12. С. 1594—1605. (Совместно с С. Н. Трифоновой).

Осока, Осоковые и др. статьи по таксонам цветковых растений [всего 245 статей] // Биологический энциклопедический словарь. М. 832 с.

1987. Новые секции и подсекции осок (*Carex* L., *Cyperaceae*) // Новости систематики высших растений. Л. Т. 24. С. 42—45.

Осоки (*Carex* L.) СССР: Дис. ... докт. биол. наук. Л. 497 с.

Осоки (*Carex* L.) СССР: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л. 37 с.

1988. Осока Дэвелла (*Carex davalliana* Smith), О. пурпурововлагалищная (*C. erythrobasis* Lévl. et Vaniot), О. разрезная (*C. incisa* Boott), О. необычная (*C. insaniae* Koidz.) и др. виды семейства Осоковых [всего 12 статей] // Красная книга РСФСР. Растения. М. С. 146—160.

Конспект осок (*Carex* L., *Cyperaceae*) флоры Азербайджана // Новости систематики высших растений. Л. Т. 25. С. 27—32. (Совместно с С. А. Зейналовой).

1989. Новый вид рода *Carex* L. (*Cyperaceae*) из Вьетнама // Там же. Т. 26. С. 13—16. (Совместно с Л. В. Аверьяновым).

Новый вид рода *Carex* L. (*Cyperaceae*) с Кавказа // Там же. С. 11—13.

1990. Система рода *Carex* (*Cyperaceae*) флоры СССР // Бот. журн. Т. 75. № 6. С. 858—868.

Carex saxatilis L., *Carex stenophylla* Wahlenb. и др. виды (7 статей) // Список растений Гербария флоры СССР. Л. Т. 27. Вып. 140. С. 20, 53—55.

1991. Обзор родов *Kobresia* и *Carex* (*Cyperaceae*) флоры Кавказа // Бот. журн. Т. 76. № 12. С. 1735—1749.

Обзор родов подсемейства *Cyperoideae* и *Rhynchosporoideae* (*Cyperaceae*) флоры Кавказа // Новости систематики высших растений. Л. Т. 28. С. 5—22.

1992. Статьи по 18 видам рода *Carex* L. (*Cyperaceae*) // Список растений Гербария флоры России и сопредельных государств. СПб. Т. 28. Вып. 144. С. 8—14.

1993. О «Международном кодексе ботанической номенклатуры, принятом Четырнадцатым Международным ботаническим конгрессом, Берлин, июль—август 1987 г.» // Бот. журн. Т. 78. № 5. С. 1—23.

1994. Семейства Ситниковые и Осоковые // Систематика растений. Часть 2. Однодольные растения. Учебное пособие. СПб. С. 4—45.

1996. О «Международном кодексе ботанической номенклатуры (Токийский кодекс), принятом Пятнадцатым Международным ботаническим конгрессом, Иокогама, август—сентябрь 1993 г.» // Бот. журн. Т. 81. № 8. С. 1—12.

Международный кодекс ботанической номенклатуры (Токийский кодекс), принятый Пятнадцатым Международным ботаническим конгрессом. Иокогама, август—сентябрь 1993 г. Пер. с англ. СПб. 191 с. (Соавтор перевода В. Н. Гладкова).

Памяти Иды Пановны Манденовой // Бот. журн. Т. 81. № 4. С. 122—126. (Совместно с А. К. Сытиным).

Предисловие к русскому изданию // Международный кодекс ботанической номенклатуры (Токийский кодекс), принятый Пятнадцатым Международным ботаническим конгрессом, Иокогама, август—сентябрь 1993 г. Пер. с англ. СПб. С. 7—9. (Совместно с В. Н. Гладковой).

Сем. *Linaceae* — Льновые // Флора Восточной Европы. СПб. Т. 9. С. 346—360.

Genera *Trichophorum* Pers., *Eleocharis* R. Br., *Carex* L. // Flora of the Russian Arctic. J. G. Packer (ed.), G. C. D. Griffits (transl.), The University Alberta Press, Edmonton, Canada. Vol. 2. P. 18—20, 22—24, 30—139 (Перевод на англ. издания «Арктическая флора СССР». Л., 1966. Вып. 3).

1997. Проект Биокодекса: будущие международные правила для научных названий организмов. Третья версия проекта, рассмотренная на заседании Комитета в Эгеме (Соединенное королевство) 8—10 марта 1996 г. Пер. с англ. СПб. 52 с. (Соавтор перевода М. В. Агабабян).

Предисловие к русскому изданию (комментарии к Проекту Биокодекса) // Проект Биокодекса: будущие международные правила для научных названий организмов. Третья версия проекта, рассмотренная на заседании Комитета в Эгеме (Соединенное королевство) 8—10 марта 1996 г. Пер. с англ. СПб. С. 5—11.

1998. О новом статусе издания «Новости систематики высших растений» // Новости систематики высших растений. СПб. Т. 31. С. 5—6.

Scirpus colchicus Kimeridze (*Cyperaceae*) — новый вид для флоры Кавказа // Там же. С. 9—11.

Род *Papaver* L. (*Papaveraceae*) во флоре Восточной Европы // Там же. С. 92—120.

Критические заметки о некоторых видах рода *Linum* L. (*Linaceae*) флоры Армении // Там же. С. 158—165. (Совместно с Э. Ц. Габриэлян).

Об аккредитованном статусе Ботанического журнала // Бот. журн. Т. 83. № 10. С. 1—2.

Биокодекс (3 и 4 версии Проекта) и традиционная ботаническая номенклатура // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков. Тез. докл., представленных II (X) съезду Русского ботанического общества (26—29 мая 1998 г., Санкт-Петербург). СПб. Т. 2. С. 145—146.

Составитель работы, содержащей научное наследие М. Э. Кирпичникова «Справочное пособие по систематике высших растений. Библиография, терминология, номенклатура. Вып. III». СПб. 159 с. (Совместно с В. И. Грубовым и А. К. Сытиным).

Предисловие к разделу «Аннотированный словарь терминов и понятий, употребляемых в ботанической номенклатуре» // М. Э. Кирпичников. Справочное пособие. СПб. С. 130—131.

Памяти Игоря Александровича Линчевского (18 VI 1908—18 VII 1997) // Бот. журн. Т. 83. № 11. С. 119—126. (Совместно с С. С. Иконниковым и Г. В. Чернявской).

1999. Памяти Валентины Николаевны Гладковой (25 I 1936—2 IV 1998) // Там же. Т. 84. № 4. С. 138—145. (Совместно с В. М. Виноградовой).

По поводу письма Н. Турланда и Г. Дэвидси: О регистрации названий растений // Там же. Т. 84. № 5. С. 154—157. (Совместно с Д. В. Гельтманом, И. А. Губановым, В. С. Новиковым и др.).

Проект Биокодекса и традиционная ботаническая номенклатура // Там же. Т. 84. № 3. С. 1—9.

On the paper by N. Turland and G. Davidse: «Registration of plant names: undesirable, unnecessary, and unworkable» // Taxon. Vol. 48. N 2. P. 413—416. (Co-authors D. V. Geltman et al.).

Systematics of the sedges (*Carex* L.) of Russia and adjacent states // XVI International Botanical Congress. St. Louis, USA, August 1—7 1999. Abstracts. P. 385 (N 555).

Family *Cyperaceae* Juss. // Flora of Russia. The European part and bordering regions. V. S. Kothekar (gen. ed.), A. K. Dhote (transl.). New Delhi. Vol. 2. P. 102—304 (Перевод на англ. издания «Флора европейской части СССР». Л., 1976. Т. 2. С. 83—219).

Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). С.-Петербург; Сент-Луис. 772 с.

Памяти Вадима Николаевича Тихомирова (27 I 1932—11 VII 1998) // Бот. журн. Т. 84. № 11. С. 138—141. (Совместно с Н. Н. Цвелёвым и В. М. Виноградовой).

Памяти Норы Ноевны Забинковой (28 V 1927—16 VI 1999) // Там же. Т. 84. № 11. С. 150—155. (Совместно с А. К. Сытиным и А. Е. Бородиной-Грабовской).

Элеонора Цолаковна Габриэлян (к 70-летию со дня рождения) // Там же. Т. 84. № 9. С. 132—144. (Совместно с А. Л. Тахтаджяном).

Systematics of the sedges (*Carex* L.) of Russia and adjacent states // XVI International Botanical Congress, St. Louis, USA, August 1—7, 1999. Abstracts. P. 385 (N 555).

2000. Об отмене аккредитованного статуса Ботанического журнала // Бот. журн. Т. 85. № 5. С. 151—152.

О работе и решениях Номенклатурной секции XVI Международного ботанического конгресса (Сент-Луис, июль—август 1999) // Там же. Т. 85. № 5. С. 138—147.

От редактора // Новости систематики высших растений. СПб. Т. 32. С. 3—6.

Памяти Тамары Ивановны Заиконниковой (1929—1999) // Там же. Т. 85. № 12. С. 124—129.

Таксономический обзор рода *Linum* (*Linaceae*) флоры Кавказа // Там же. Т. 85. № 7. С. 164—176.

Cyperus eragrostis Lam. (*Cyperaceae*) — новый вид для флоры Кавказа // Новости систематики высших растений. СПб. Т. 32. С. 7—11.

Families *Cyperaceae* — *Juncaceae* // Plants of Central Asia. Enfield, New Hampshire. Vol. 3. 149 p. (Перевод на англ. издания «Растения Центральной Азии». Л., 1967. Вып. 3. 120 с.).

Addenda // Plants of Central Asia. Enfield, New Hampshire. Vol. 3. P. 145—149 (Аннотированный список 35 таксонов из семейства *Cyperaceae* — *Juncaceae*, обнаруженных в Центральной Азии после публикации в 1967 г. русского издания).

2001. Сем. *Cyperaceae* [24 статьи] // Красная книга Ленинградской области. СПб. С. 127—159.

Сем. *Papaveraceae* Adans. — Маковые // Флора Восточной Европы. СПб. Т. 10. С. 204—226.

Виртуальный гербарий типов для «Новостей систематики высших растений» // Тез. 2-го Международного симпозиума — Информационные и телекоммуникационные ресурсы в зоологии и ботанике, 14—17 мая 2001 г. (Information technology in biodiversity research. Proceedings and abstracts of the 2nd International symposium). St. Petersburg. P. 119. (Совместно с Ю. Р. Росковым и М. С. Новосёловой).

Таксономический обзор рода *Eleocharis* R. Br. (*Cyperaceae*) флоры России // Новости систематики высших растений. СПб. Т. 33. С. 56—85.

Международный кодекс ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс), принятый Шестнадцатым Международным ботаническим конгрессом, Сент-Луис, Миссури, июль—август 1999 г. Перевод с англ. СПб., 210 с.

От переводчика // Международный кодекс ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс). СПб. С. 8—10.

2002. Памяти Лаймы Вернеровны Табака // Бот. журн. Т. 87. № 1. С. 133—141. (Совместно с В. Н. Гавриловой, В. В. Никитиным и Н. Н. Цвелёвым).

От редактора // Новости систематики высших растений. СПб. Т. 34. С. 3—6.

Род *Cyperus* L. (*Cyperaceae*) во флоре России // Там же. СПб. Т. 34. С. 12—33.

Bolboschoenus glaucus (Lam.) S. G. Smith (*Cyperaceae*) — новый вид для флоры Кавказа // Там же. СПб. Т. 34. С. 34—42. (Совместно с И. В. Татановым).

Таксономический обзор родов *Caucalis* и *Orlaya* (*Apiaceae*) флоры Восточной Европы // Бот. журн. Т. 87. № 11. С. 87—95. (Совместно с В. М. Виноградовой).

2003. О 52-м съезде Польского ботанического общества (23—28 сентября 2001 г., Познань, Польша) // Бот. журн. Т. 88. № 1. С. 154—160. (Совместно с W. Żukowski).

О типификации рода *Alhagi* (*Fabaceae*) // Там же. Т. 88. № 1. С. 101—106. (Совместно с Г. П. Яковлевым и М. Ю. Гончаровым).

О систематическом положении *Bolboschoenus planiculmis* и *B. koshewnikowii* (*Cyperaceae*) // Там же. Т. 88. № 4. С. 131—142. (Совместно с И. В. Татановым).

От редактора // Новости систематики высших растений. СПб. Т. 35. С. 3—6.

Род *Pycreus* P. Beauv. (*Cyperaceae*) во флоре России и сопредельных государств // Там же. Т. 35. С. 27—40.

Proposal 1559. To reject *Carex pedata* L. (*Cyperaceae*) // Taxon. 2002 (publ. 2003). Vol. 51. N 4. P. 808. (Co-auth. S. Cafferty).

Proposal 1560. To reject *Carex uliginosa* L. (*Cyperaceae*) // In the same. 2002 (publ. 2003). Vol. 51. N 4. P. 809. (Co-auth. S. Cafferty).

2004. Заметки о семействе *Cyperaceae* флоры Северной Америки (в связи с выходом в свет 23 тома издания «Flora of North America north of Mexico») // Бот. журн. Т. 89. № 2. С. 301—319.

От редактора // Новости систематики высших растений. СПб. Т. 36. С. 3—6.

Род *Scirpus* L. (*Cyperaceae*) во флоре Евразии // Там же. Т. 36. С. 40—78.

Хронологический перечень дат, содержащихся в работе «Международный кодекс ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс)» // Там же. Т. 36. С. 277—283.

2005. От редактора // Там же. С. 3—6.

Таксономический обзор рода *Schoenoplectus* (Reichenb.) Palla (*Cyperaceae*) флоры Северной Евразии // Там же. С. 49—79.

Новая комбинация в роде *Carex* L. (*Cyperaceae*) // Там же. С. 297.

Новые и редкие виды семейства *Cyperaceae* для флоры Кавказа // Бот. журн. Т. 90. № 10. С. 1599—1603.

2006. От редактора // Новости систематики высших растений. М.; СПб. Т. 38. С. 3—6.

Об основных номенклатурных предложениях по дополнению и изменению «Международного кодекса ботанической номенклатуры», принятых на заседаниях номенклатурной секции XVII Международного ботанического конгресса, 12—16 июля 2005 г., г. Вена // Бот. журн. Т. 91. № 8. С. 1232—1241.

Таксономический обзор рода *Haplophyllum* (*Rutaceae*) флоры Кавказа // Там же. Т. 91. № 10. С. 1569—1584.

Сем. *Cyperaceae* L. [ключ для определения родов], *Scirpus* L. — Камыш, *Schoenoplectus* (Reichenb.) Palla — Схеноплектус, *Scirpoides* Séguier — Сцирпоидес, *Eriophorum* L. — Пушица, *Trichophorum* Pers. — Пухонос, *Eleocharis* R. Br. — Болотница, или Ситняг, *Cyperus* L. — Сыть, *Juncellus* (Griseb.) C. B. Clarke — Ситничек, *Pycreus* P. Beauv. — Ситовник, *Mariscus* Vahl — Марискус, *Cladium* Browne — Меч-трава, *Schoenus* L. — Схенус, *Rhynchospora* Vahl — Очеретник, *Carex* L. — Осока // П. Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской части России. Изд. 10. М. С. 121—122, 122, 123—124, 124, 124—125, 125, 125—126, 127, 127, 127, 127, 127, 127, 128, 128—141. (Совместно с В. С. Новиковым).

Scirpus L., *Trichophorum* Pers., *Schoenoplectus* (Reichenb.) Palla, *Scirpoides* Séguier, *Isolepis* R. Br., *Blysmus* Panz. ex Schult., *Eleocharis* R. Br., *Fimbristilylis* Vahl., *Bulbostylis* Kunth, *Cyperus* L., *Juncellus* (Griseb.) C. B. Clarke, *Pycreus* P. Beauv., *Mariscus* Vahl, *Kyllinga* Rottb., *Torulinium* Desv. ex Hamilt., *Cladium* P. Browne, *Schoenus* L., *Rhynchospora* Vahl, *Kobresia* Willd., *Carex* L. // Конспект флоры Кавказа. СПб. Т. 2. С. 179—180, 181—182, 186—189, 189—190, 190—191, 191, 191—195, 195—198, 198—199, 199—204, 204, 205—207, 207, 207—208, 208—209, 209—210, 210, 210—211, 211—213, 214—144.

2007. От редактора // Новости систематики высших растений. М.; СПб. Т. 39. С. 3—6.

Таксономический обзор рода *Eleocharis* R. Br. (*Cyperaceae*) // Там же. С. 159—192.

Род *Kobresia* Willd (*Cyperaceae*) // Там же. С. 193—199.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58

© Л. Г. Бязров

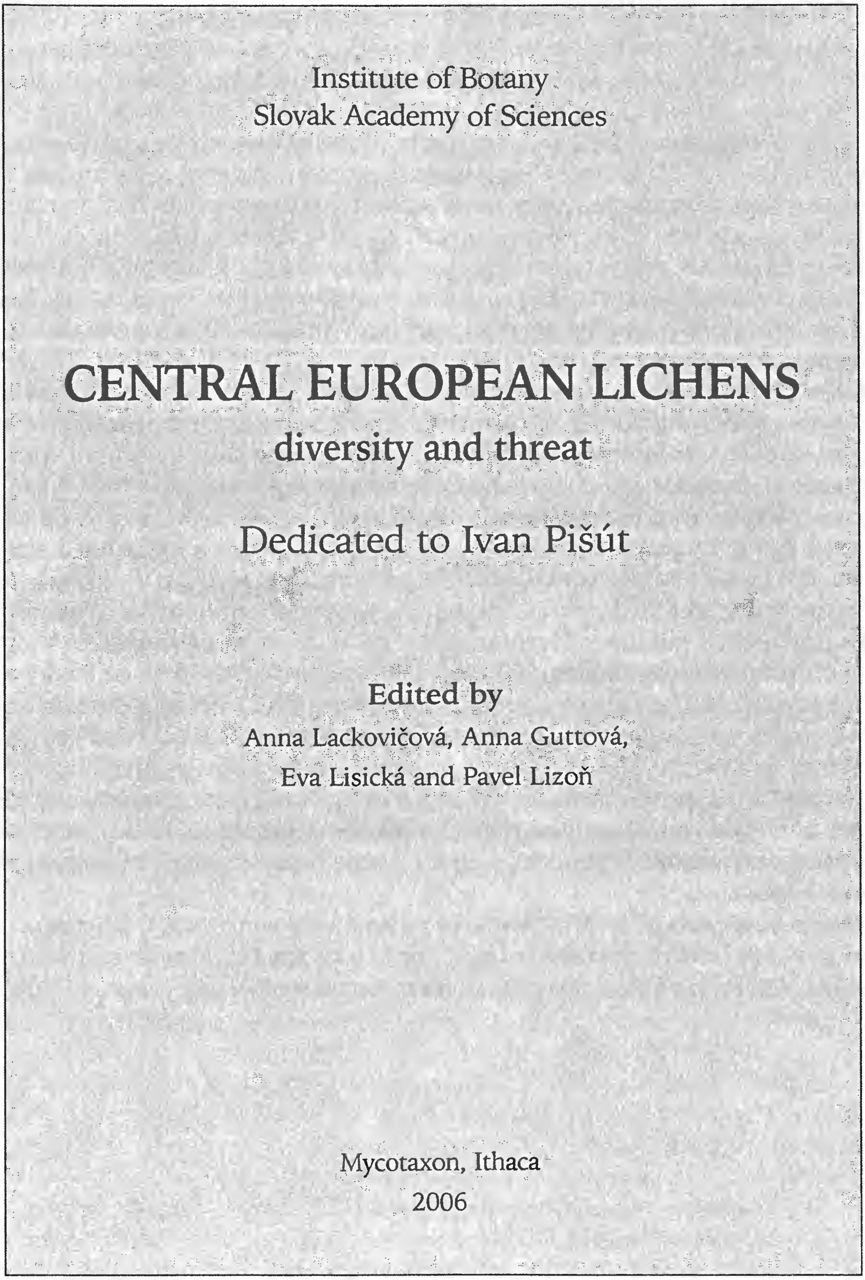
(*Рецензия*). Central European lichens — diversity and threat. Dedicated to Ivan Pišút / Edited by Anna Lackovičová, Anna Guttová, Eva Lisická and Pavel Luzoň. Ithaca: Mycotaxon, 2006. 364 p. (Лишайники Центральной Европы — разнообразие и угроза исчезновения. Посвящается Ивану Пишуту / Редакторы Анна Лацковичова, Анна Гутова, Ева Лисицка и Павел Лузон. Итака: Микотаксон, 2006. 364 с.)

L. G. BIAZROV. (*A REVIEW*). CENTRAL EUROPEAN LICHENS — DIVERSITY AND THREAT. DEDICATED TO IVAN PIŠÚT / EDITED BY ANNA LACKOVIČOVÁ, ANNA GUTTOVÁ, EVA LISICKÁ AND PAVEL LUZOŇ. ITHACA: MYCOTAXON, 2006. 364 p.

Институт проблем экологии и эволюции РАН
119071 Москва, Ленинский пр., 33
E-mail: lev.biazrov@rambler.ru
Поступила 28.02.2007

Лихенологи Словакии вместе с коллегами из стран Центральной Европы, а также Польши, Словении и Эстонии отметили 70-летие первого словацкого лихенолога I. Pišút изданием рецензируемой книги. Она включает краткий биографический очерк о юбиляре, а также боле двух десятков статей 33 авторов и указатель названий таксонов, упомянутых в книге.

Рецензент полагает, что наибольшую ценность для российских лихенологов представляет самая большая по объему статья в книге о распространении на земном шаре центральноевропейских видов рода *Licidea*, подготовленная H. Hertel, авторитетнейшим специалистом по этой трудной для идентификации группе лишайников. В работе анализируются распространение и экология представителей 38 видов этого рода, иллюстрируемые картами ареалов. В отличие от многих отечественных специалистов Hertel уклонился от классификации типов ареалов. Даже такие виды, как *Lecidea atrobrunnea*, *L. auriculata*, *L. diducens*, *L. haerjedalica*, *L. labriosa*, *L. lapicida*, *L. plana*, *L. promiscens*, *L. umbonata*, *L. verruca*, встречающиеся на всех континентах, автор статьи колеблется назвать убиквистами или космополитами. Как отмечает Hertel, эти виды обычно занимают специфические экологические ниши, встречаются редко, и их популяции иногда разделяют огромные расстояния. С другой стороны, относительно видов *L. promixta*, *L. rapax*, *L. speiroides* Hertel высказал сомнение, что они эндемики Европы. Он объяснил это недостаточной изученностью лихенобиоты многих регионов мира. Например, вид *L. variegatula*, который долгое время был известен только из многочисленных точек равнин Центральной Европы, в конце прошлого века неожиданно был обнаружен в Патагонии (Ю. Америка). Автор обсуждает и роль ветра в переносе диаспор лишайников, подтверждая большое значение этого агента в расселении лецидеевых лишайников примерами из Арктики и Субантарктики.



Institute of Botany
Slovak Academy of Sciences

CENTRAL EUROPEAN LICHENS
diversity and threat

Dedicated to Ivan Pišút

Edited by
Anna Lackovičová, Anna Guttová,
Eva Lisická and Pavel Lizoň

Mycotaxon, Ithaca
2006

Статья R. Türk и W. Obermayer детально характеризует распространение видов родов *Physcia* и *Physconia* в Австрии. Местонахождения видов и ряда подвидов показаны на растровых картах (с размерами растра 10 × 10 км), приведены сведения об экологии таксонов.

Работа T. Randlane и A. Saag о цетрариоидных лишайниках Европы включает в себя ключ для определения 43 видов из 16 родов (*Allocetraria*, *Arctocetraria*, *Asahinea*, *Bryocaulon*, *Cetraria*, *Cetrariella*, *Cetrelia*, *Cornicularia*, *Dactylina*, *Flavocetraria*, *Kaernefeltia*, *Melanelia*, *Nephromopsis*, *Platismatia*, *Tuckermanopsis*, *Vulpicida*).

A. Guttová с коллегами на основе анализа морфометрических и химических показателей представителей рода *Solenopsora* из Словакии и стран Средиземноморья показали обоснованность различения таксонов *S. candicans*, *S. carpatica* и *S. cesatii* var. *cesatii*.

E. Lisická обобщила сведения о эпифитной лихенобиоте горного массива Татры в форме списка из 327 видов, обнаруженных в этом регионе до 19 ноября 2004 г. В тот день через Татры прошел мощный ураган, повредивший 30 % площади насаждений еловых лесов, возраст которых был 40—110 лет. Вместе с форофитами могли исчезнуть лишайники и лихенофильные грибы. Поэтому работа Lisická, несомненно, будет использована будущими исследователями лишайников Татр как источник сведений о видовом составе местной эпифитной лихенобиоты до этой природной катастрофы.

Ценность базовых данных подтверждает статья S. Cieslinski и K. Czyzewska об изменении состава лихенобиоты одного из заповедников в Центральной Польше за 100 лет (с 1890 г.). За этот период на обследованной территории исчезли представители около 40 % видов, наличие которых было зафиксировано в 1890 г., в том числе и такие обычные в средних широтах виды, как *Cetraria sepincola*, *Melanelia olivacea*, *Peltigera canina*, *Vulpicida pinastri*. Динамике распространения и встречаемости лишайников в Словакии, Чехии посвящены статьи A. Lackovičová и A. Guttova, а также J. Liska с коллегами. Вклад лишайников в разнообразие видов растений на рудничных отвалах, обогащенных металлами, проанализировала V. Banasova. По ее данным, наименьшая доля видов лишайников (5—10 %) от общего числа видов растений наблюдается на слабо обогащенных токсичными металлами отвалах, а на токсичных почвах с содержанием меди около 1 % доля видов лишайников возрастала до 18—36 %.

Остальные 12 статей рецензируемого издания содержат новые и интересные данные, дополняющие имеющиеся сведения о видовом составе локальных лихенобиот, распространении отдельных видов, а также охране лишайников в различных районах Европы.

Можно уверенно констатировать, что ученики и коллеги I. Pišút сделали ценный подарок юбиляру и специалистам, поскольку рецензируемая книга содержит материалы, которые будут полезны и востребованы многими лихенологами.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2008. Т. 93. № 2)

Стр.

ALGAE

Hannaea chilensis (Krasske) Kulikovskiy comb. nov. 249
Pseudostaurosira Zeilleri var. elliptica (Gasse) Kulikovkiy comb. nov. . . . 250

LICHENES

Physcomia rossica G. Urban **sp. nov.** 317

PLANTAE VASCULARES

Linum L. subgen. Cathartolinum (Reichenb.) Svetlova comb. et subgen. nov. 335
Myosotis jenissejensis O. D. Nikiforova **sp. nov.** 340
Hedysarum sultanovae Lazkov **sp. nov.** 343

PLANTAE FOSSILES

Maesa kiinkerishiensis Iljinskaja et Averyanova **sp. nov.** 347

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2008. VOL. 93. N 2)

Page

Koroleva T. M., Zverev A. A., Katenin A. E., Petrovsky V. V., Pospelova E. B., Rebristaya O. V., Sekretareva N. A., Khitun O. V., Khodachek E. A., Chinenko S. V., Yurtsev B. A. Longitudinal geographical structure of local and regional floras of the Asian Arctic 193

Zagirova S. V. Quantitative characteristics of photosynthetic apparatus of *Pinus sibirica* (*Pinaceae*) in Europaen North-East 221

Snigirevskaya N. S. To the nomenclature of fossil plants 231

COMMUNICATIONS

Kulikovskiy M. S. Species composition and morphology of the pennate diatoms of sphagnous bogs of Russian Plain. 2. *Fragilariaceae* (*Bacillariophyta*) 245

Savateev I. N., Medvedeva L. A. Diatoms (*Bacillariophyta*) from lentic reservoirs of the State Nature Reserve «Bastak» 254

Bardunov L. V., Cherdantseva V. Ya., Bakalin V. A. Subtropical species in the bryoflora of the southern Russian Far East 263

Kudrjashova G. L. Morphological and biological peculiarities of inflorescences of *Allium* species (*Alliaceae*) 270

Buglova L. V. The adaptive structural changes in *Larix sibirica* (*Pinaceae*) when infected by Dasineura rozkovi 281

Muravnik L. E. Ultrastructure of digestive glands of *Dionaea muscipula* and *Aldrovanda vesiculosa* (*Droseraceae*) 288

Yudakova O. I. Peculiarities of microsporogenesis in apomictic *Poa pratensis* (*Poaceae*) 299

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Makryi T. V. Lichens of the genus *Sticta* (*Lobariaceae*) in Russia 304

Urbanavichus G. P. *Physconia rossica* (*Physciaceae*), a new lichen species from Russia 317

Rodionenko G. I. On systematics and phylogeny of «beardless irises» (*Iridaceae*) . . . 321

Svetlova A. A. A new subgenus of the genus *Linum* (*Linaceae*) 330

Nikiforova O. D. The new species *Myosotis jenissejensis* (*Boraginaceae*) from Siberia . 339

Lazkov G. A. A new species of the genus *Hedysarum* (*Fabaceae*) from Kirghizia 343

Averyanova A. L. A new *Maesa* species (*Myrsinaceae*) from the Late Eocene of Kiin-Kerish Mountain (Eastern Kazakhstan) 347

OBITUARIES

Tzvelev N. N., Kamelin R. V., Tscherneva O. V., Tatanov I. V. In memoriam: Tatiana Vladimirovna Egorova (1 XII 1930—6 V 2007) 351

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY

Biazrov L. G. (*A review*). Central European lichens — diversity and threat. Dedicated to Ivan Pišút / Edited by Anna Lackovičová, Anna Guttová, Eva Lisická and Pavel Luzoň. Ithaca: Mycotaxon, 2006. 364 p. 364

Index of new plant names 367

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2008. Т. 93. № 2)

Стр.

Королева Т. М., Зверев А. А., Катенин А. Е., Петровский В. В., Поспелова Е. Б., Ребристая О. В., Секретарева Н. А., Ходачек Е. А., Хитун О. В., Чиненко С. В., Юрцев Б. А. Долготная географическая структура локальных и региональных флор Азиатской Арктики 193

Загирова С. В. Количественная характеристика фотосинтетического аппарата *Pinus sibirica* (*Pinaceae*) на европейском Северо-Востоке 221

Снигиревская Н. С. К номенклатуре ископаемых растений 231

СООБЩЕНИЯ

Куликовский М. С. Видовой состав и морфология пеннатных диатомовых сфагновых болот Русской равнины. 2. *Fragilariaceae* (*Bacillariophyta*) 245

Саватеев И. Н., Медведева Л. А. Диатомовые (*Bacillariophyta*) лентических водоемов государственного природного заповедника «Бастак» (Еврейская автономная область) 254

Бардунов Л. В., Черданцева В. Я., Бакалин В. А. Субтропические виды в бриофлоре южной части российского Дальнего Востока 263

Кудряшова Г. Л. Морфоло-биологические особенности соцветий у видов рода *Allium* (*Alliaceae*) 270

Буглова Л. В. Адаптивные структурные изменения у *Larix sibirica* (*Pinaceae*) при заражении галлицей Dasineura rozkovi 281

Муравник Л. Е. Ультраструктура пищеварительных железок *Dionaea muscipula* и *Aldrovanda vesiculosa* (*Droseraceae*) 288

Юдакова О. И. Особенности микроспорогенеза у апомиктичного *Poa pratensis* (*Poaceae*) 299

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Макрый Т. В. Лишайники рода *Sticta* (*Lobariaceae*) в России 304

Урбанавичюс Г. П. *Physconia rossica* (*Physciaceae*) — новый вид лишайника из России 317

Родионенко Г. И. О систематике и филогении «безбородых ирисов» (*Iridaceae*) . . 321

Светлова А. А. Новый подрод в роде *Linum* (*Linaceae*) 330

Никифорова О. Д. Новый вид *Myosotis jenissejensis* (*Boraginaceae*) из Сибири . . . 339

Лазьков Г. А. Новый вид рода *Hedysarum* (*Fabaceae*) из Киргизии 343

Аверьянова А. Л. Новый вид *Maesa* (*Myrsinaceae*) из позднего эоцена горы Киин-Кериш (Восточный Казахстан) 347

ПОТЕРИ НАУКИ

Цвелёв Н. Н., Камелин Р. В., Чернева О. В., Татанов И. В. Памяти Татьяны Владимировны Егоровой (1 XII 1930—6 V 2007) 351

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Бязров Л. Г. (*Рецензия*). Central European lichens — diversity and threat. Dedicated to Ivan Pišút / Edited by Anna Lackovičová, Anna Guttová, Eva Lisická and Pavel Luzoň. Ithaca: Mycotaxon, 2006. 364 p. (Лишайники Центральной Европы — разнообразие и угроза исчезновения. Посвящается Ивану Пишуту / Редакторы Анна Лацковичова, Анна Гутова, Ева Лисицка и Павел Лузон. Итака: Микотаксон, 2006. 364 с.) 364

Указатель новых названий растений 367

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2008. Т. 93. № 2. 193—368.